ANNALES
DE
L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

ANNALES
DE
L'AMÉLIORATION
DES
PLANTES

Vol. 11 - 1961 - n° 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Ann. Amélior. Plantes, 1961, 11 (1), 5-24.

ACTION DE L'ACIDE 2, 4, 5-TRICHLOROPHENOXY-PROPIONIQUE SUR LA PRÉCOCITE DE MATURITE, L'INTENSITÉ DE COLORATION, LA GROSSEUR DES PÊCHES ET LA GERMINATION DE LEUR SEMENCE

PAR

J. HUGARD et R. SAUNIER.

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye. (Gironde)

PLAN DU MÉMOIRE

I. — Intérêt et objectifs du travail.

II. — Matériel et méthodes.

III. — Travaux réalisés et résultats.

IV. — Conclusion.

Résumé.

Références bibliographiques.

I. — Intérêt et objectifs du travail.

Parmi les substances de croissance synthétiques dont l'action a été étudiée en arboriculture fruitière, le groupe des composés phénoxyques occupe une place très importante. Trois corps surtout ont fait l'objet de travaux approfondis :

— l'acide 2, 4-dichlorophénoxyacétique (2, 4-D)
— l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxyacétique (2, 4, 5-T)
— l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique (2, 4, 5-TP)

L'importance de ces acides a été mise progressivement en évidence.

Elle résulte des modifications que l'on observe dans la fructification d'arbres traités à l'aide de solutions de ces acides, par rapport à celle d'arbres témoins.

Ces modifications affectent surtout la formation, la croissance, la date de maturité, la coloration et la composition chimique des fruits, ainsi que la germination des semences prélevées à l'intérieur des fruits traités.

La possibilité ainsi offerte d'altérer artificiellement les processus naturels de la fructification facilite dans une certaine mesure l'étude de ces processus. D'autre part, quelques unes de ces modifications présentent un vif intérêt pratique et sont susceptibles de conduire à la mise au point de techniques nouvelles.

Des divers travaux et publications auxquels l'action de ces acides a donné lieu, il ressort que, selon l'espèce de l'arbre fruitier traité, la date de traitement, les concentrations utilisées, les effets principaux suivants peuvent être observés.

Un développement parthénocarpique des fruits : figuier (Julian C. CRANE, 1948) et, dans certains cas, poirier (J. E. DE TAR, W. H. GRIGGS, et J. C. CRANE 1950, et L. P. BATGER et M. UOTA, 1951).

Une réduction importante de la chute des fruits avant maturité sur les arbres à noyau et à pépins (C. P. HARLEY, H. H. MOON, et L. O. REGEIMBAL, 1947 et Julian C. CRANE 1956).

Une maturité plus précoce sur les arbres à noyau et à pépins (Paul C. MARTH, Leon HAVIS et V. E. PRINCE, 1950).

Une amélioration de la coloration des fruits du pêcher et de l'abricotier (Julian C. CRANE, Elias D. DEKAZOS et J. G. BROWN, 1956).

Une élévation de la teneur en sucre des fruits chez de nombreuses espèces (Julian C. CRANE, Elias D. DEKAZOS et J. G. BROWN, 1956).

Des anomalies de germination des semences issues de fruits traités (Muriel V. BRADLEY et Julian C. CRANE, 1957.)

Il ressort en outre de l'examen de la bibliographie que ces trois acides exercent des actions le plus souvent parallèles, provoquant sur les arbres traités des effets qui diffèrent dans leur intensité mais rarement dans leur nature.

La différence peut d'ailleurs atteindre l'absence totale de réaction pour l'un des corps, le plus souvent le 2,4-D, alors que le 2, 4, 5-TP manifeste généralement l'efficacité maximum. Enfin, à l'exception de la parthénocarpie, induite par ces traitements au moment de la floraison sur les espèces susceptibles de présenter ce phénomène, tous les autres effets des composés phénoxyques considérés sont obtenus par des traitements sur les arbres où les fruits ont atteint un stade d'évolution relativement avancé (durcissement du noyau pour les arbres à noyau).

La date de traitement et les conditions météorologiques au moment

de sa réalisation jouent d'ailleurs un rôle important dans son efficacité.

Malgré la diversité des recherches conduites pour préciser l'efficience de ces trois acides sur les caractères de la fructification de nombreuses espèces fruitières, celles consacrées au pêcher sont relativement peu nombreuses et surtout très fragmentaires.

Dans une première phase de recherches, dont nous rendons compte ici, nous nous sommes efforcés de mettre en évidence les principales modifications qu'entraine, pour la fructification du pêcher, un traitement avec l'un de ces composés phénoxyques, en recherchant dans quelles conditions l'on peut obtenir l'efficacité maximum sans risquer d'accidents de phytotoxicité.

D'autre part, nous n'avons pas négligé les incidences pratiques que pouvait présenter notre travail. Ce souci nous a notamment guidé dans le choix des variétés soumises aux traitements : variétés très précoces, pour lesquelles une avance de maturité de quelques jours peut être économiquement intéressante, variétés naturellement peu colorées, dont la valeur commerciale serait sensiblement accrue par une présentation améliorée, enfin variétés sensibles à la chute avant maturité.

Dans une seconde phase du travail, nous espérons pouvoir apporter notre contribution à l'étude des mécanismes physiologiques qui permettent à ces corps d'agir, mécanismes qui ont fait l'objet d'un certain nombre d'hypothèses (NITSCH, 1953 et Julian C. CRANE et Pavin PUNSRI, 1956).

II. — Matériel et méthodes.

Les produits utilisés étaient des solutions commerciales de produit pur. Tous nos essais étaient conduits en exprimant les concentrations choisies en milligramme par litre de produit pur. L'appareil servant aux essais limités était un appareil à lance à pression moyenne (12 kg/cm^2). Les arbres étaient traités jusqu'à la limite du ruissellement (environ 5 litres par arbre âgé en moyenne de 5 ans.)

Chaque essai portait sur des arbres d'un même clone et d'âge identique.

Nous nous sommes efforcés d'effectuer les divers traitements dans des conditions météorologiques comparables (temps ensoleillé 18 à 22^o C.)

Tous les essais étaient réalisés en traitant au moins deux arbres entiers et en conservant deux arbres témoins. L'étude des fruits provenant d'arbres traités ou témoins étaient effectuées sur 30 fruits pris au hasard.

Les essais à grande échelle étaient conduits sur des parcelles homogènes, en conservant toujours au moins un rang d'arbres comme témoins.

III. — Travaux réalisés et résultats.

A. — Essais 1957.

Les premières expériences furent entreprises en 1957 dans le but de préciser l'efficacité des acides 2, 4, 5-trichlorophénoxyacétique et 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique pour avancer la date de maturité des variétés précoces et améliorer leur coloration.

L'acide 2, 4-dichlorophénoxyacétique ne fut pas inclus dans les essais à la suite de l'étude bibliographique préalable.

Deux variétés précoces furent soumises aux essais,

May Flower (date de maturité moyenne à Bordeaux 8 juin),

Amsden (date de maturité moyenne à Bordeaux 22 juin).

5 concentrations, 20, 30, 50, 75 et 100 mg/l, et 2 dates de traitement : 1 mois et 3 semaines avant la date de maturité moyenne, furent essayées.

Les résultats obtenus avec la variété *May Flower* furent les suivants :

a) *Avance de maturité.* — A toutes les concentrations, l'effet du 2, 4, 5-TP fut appréciable, le 2,4,5-T n'exerça une influence vraiment sensible qu'aux trois concentrations supérieures, tout en restant nettement moins efficace que le 2, 4, 5-TP aux mêmes concentrations.

Sur les arbres traités au 2, 4, 5-TP 4 semaines avant la maturité les premiers fruits étaient mûrs :

— le 31 mai sur les arbres traités avec une solution à 100 mg/l
— le 3 juin sur les arbres traités avec une solution de 50 à 75 mg/l
— le 4 juin sur les arbres traités avec une solution à 30 mg/l
— le 6 juin sur les arbres traités avec une solution à 20 mg/l
— le 7 juin sur les arbres témoins.

Sur les arbres traités au 2, 4, 5-T, l'avance de maturité maximum fut de 3 jours (maturité 4 juin) pour les arbres traités à l'aide d'une solution à 100 mg/l.

b) *Phytotoxicité.* — Avec les deux acides utilisés, des brûlures importantes sur feuilles furent observées huit jours après le traitement à 100 mg/l, ainsi que des taches sur les fruits. Par la suite, une petite partie des feuilles tomba. Des dégâts du même ordre mais beaucoup plus réduits (aucune tache sur fruit) furent observés à la suite des traitements à la dose de 75 mg/l.

Les concentrations inférieures ne provoquèrent pratiquement aucune altération du feuillage ni des fruits.

c) *Coloration des fruits.* — En ce qui concerne la coloration des fruits, les deux acides étudiés présentèrent une efficacité très comparable. Aux 4 concentrations essayées, les fruits commencèrent à se colorer nettement

plus tôt sur les arbres traités que sur les arbres témoins ; les concentrations plus élevées produisant naturellement l'effet le plus important.

A maturité, la différence entre les fruits des arbres témoins et les fruits des arbres traités étaient très importante (fig. 1).

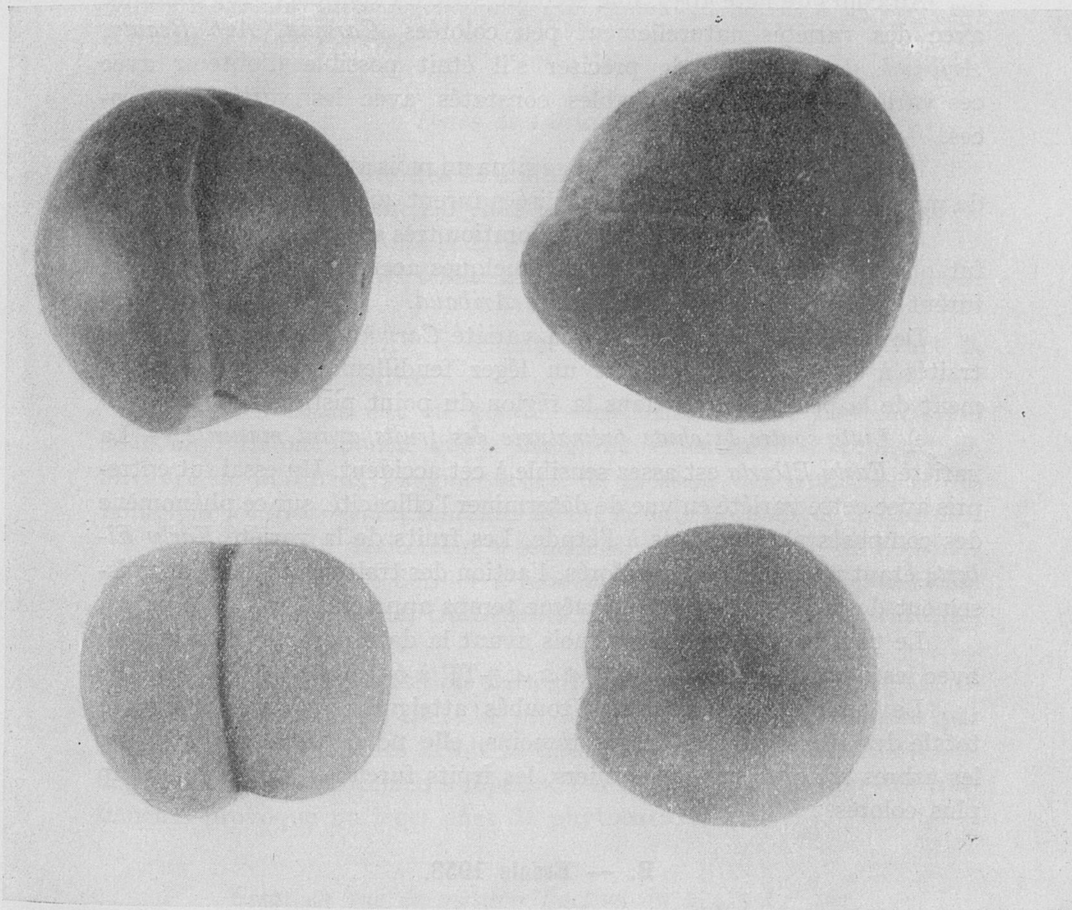


FIG. 1. — May Flower (3 juin).
En haut : fruits traités au 2,4,5-TP à 75 mg/l.
En bas : fruits témoins.

d) *Grosseur du fruit.* — Les fruits cueillis sur les arbres traités au 2,4,5-TP (50, 75 et 100 mg/l) étaient sensiblement plus gros ; la différence était moins nette entre les fruits témoins et ceux provenant d'arbres traités au 2,4,5-T.

Cette question de la grosseur du fruit sera étudiée plus en détail dans un essai particulier.

Avec la variété *Amsden*, les résultats obtenus furent sensiblement du même ordre.

Enfin, l'efficacité des divers traitements fut réduite lorsqu'ils furent effectués seulement trois semaines avant la date normale de maturité de la variété.

Au cours de l'été 1957, une seconde série d'expériences fut conduite avec des variétés naturellement peu colorées, *Carman*, *Arp Beauty*, *Aribaud*, dans le but de préciser s'il était possible d'obtenir avec ces variétés les effets favorables constatés avec les variétés précoces.

La date de traitement retenue se situa un mois avant la date moyenne de maturité ; les concentrations utilisées furent 40, 50 et 65 mg/l.

Avec ces trois variétés, une amélioration très sensible de la coloration fut obtenue ; toutefois, à 65 mg/l, quelques accidents de phytotoxicité furent observés surtout sur la variété *Aribaud*.

De même, certains fruits de la variété *Carman* provenant d'arbres traités à 65 mg/l, présentaient un léger fendillement et un décollement de la peau du fruit dans la région du point pistillaire.

e) *Lutte contre la chute prématurée des fruits avant maturité.* — La variété *Early Elberta* est assez sensible à cet accident. Un essai fut entrepris avec cette variété en vue de déterminer l'efficacité, sur ce phénomène des composés phénoxyques à l'étude. Les fruits de la variété *Early Elberta* étant par ailleurs peu colorés, l'action des traitements sur l'accroissement de la coloration fut en même temps appréciée.

Le traitement eut lieu un mois avant la date normale de maturité avec les deux produits 2, 4, 5-T et 2, 4, 5-TP à 65 mg/l.

Le pourcentage des fruits tombés atteignit 22 % de la charge totale des arbres sur les arbres témoins, elle ne dépassa pas 2 % sur les arbres traités ; sur ces derniers, les fruits furent en outre beaucoup plus colorés.

B. — Essais 1958.

Les résultats obtenus en 1957 ayant confirmé les données bibliographiques relatives à une efficacité plus grande du 2, 4, 5-TP, ce seul acide fut employé dans les essais de 1958.

Notre effort porta surtout en 1958 sur la recherche des meilleures conditions d'efficacité du 2, 4, 5-TP et sur les conséquences du traitement pour la qualité et la conservation des fruits.

Concentrations.

Les essais de l'année précédente ont été repris en vue de préciser la limite supérieure de concentration en 2, 4, 5-TP. Les concentrations

de 50, 65 et 75 mg/l ont été essayées sur les variétés *May Flower*, *Ribet*, *Morettini* n°1 et *Carman*.

Pour toutes les variétés, l'efficacité la plus grande a été obtenue avec la concentration la plus élevée ; toutefois, des dégats foliaires ont été enregistrés sur toutes les variétés, sauf sur la variété *Morettini* n°1, à 75 mg/l. Des brûlures légères ont été également notées à 65 mg/l sur *Carman* et *May Flower*.

Dates de traitement.

Les modalités suivantes de traitement ont été étudiées :

— un seul traitement, sur 3 lots différents respectivement à 6 semaines, 4 semaines, 15 jours avant la date normale de maturité ;

— deux traitements, 6 semaines et 4 semaines avant la date normale de maturité ;

— trois traitements, 6 semaines, 4 semaines, 15 jours avant la date normale de maturité.

Tous ces essais ont été conduits en utilisant une concentration de 65 mg/l. Ils ont montré que la plus grande efficacité pour la coloration, l'avance de maturité, l'augmentation de grosseur des fruits, était obtenue par *un traitement* 4 semaines avant la date normale de maturité.

L'efficacité du traitement 6 semaines avant la date de maturité est très bonne mais ce dernier a tendance à provoquer la déformation des fruits ; par contre, les traitements tardifs (15 jours avant maturité) sont peu efficaces.

D'autre part, la répétition des traitements n'entraîne pas une accentuation très nette de l'effet du produit. L'effet optimum obtenu par un traitement 4 semaines avant la date normale de maturité n'est pas dépassé avec des traitements répétés. Par contre, la répétition des traitements provoque un léger effet de phytotoxicité.

Essai en vue de mesurer l'action du 2,4,5-TP sur l'augmentation de grosseur des fruits.

Cet essai a été conduit avec 2 variétés : *Ribet*, variété naturellement peu sensible à la chute des fruits avant maturité, et *Morettini* n° 1, variété très sensible à cet accident.

Les traitements ont eu lieu un mois avant la date normale de maturité, aux concentrations de 50 et 75 mg/l.

Le diamètre de 30 fruits, préalablement numérotés, a été mesuré tous les cinq jours sur des arbres traités et sur les témoins.

L'efficacité la plus grande a été obtenue avec 50 mg/l sur la variété *Ribet*, par suite de la phytotoxicité des traitements à 75 mg/l.

Au contraire, la concentration supérieure a été la plus efficace avec la variété *Morettini n°1*.

Sur cette dernière variété, l'efficacité du traitement a été en quelque sorte masquée par la chute très importante des fruits sur les arbres témoins, permettant un meilleur grossissement des fruits restants, alors que cette chute était nulle sur les arbres traités.

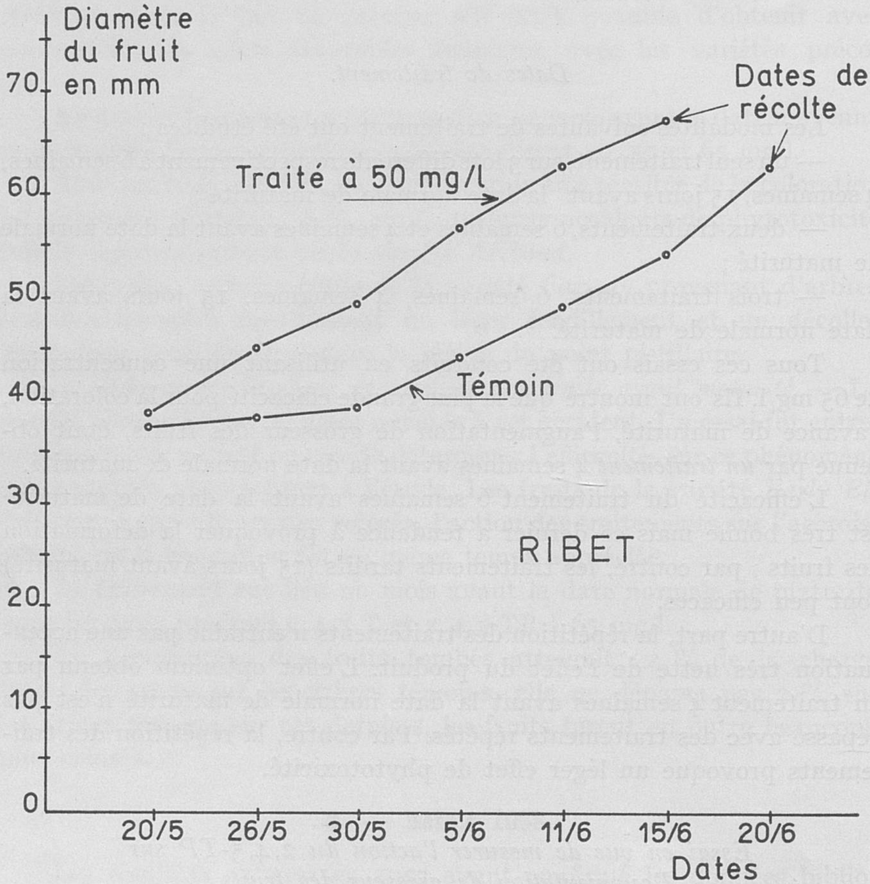


fig. 2— Traitement exécuté le 20 mai : récolte des fruits traités le 15 juin.
récolte des fruits traités le 20 juin.

Les courbes (fig. 2 et 3) et le tableau 1 ci-dessous rendent compte des résultats obtenus au cours de cet essai.

Influence du traitement au 2, 4, 5-*TP*
sur la composition chimique des fruits et leur aptitude à la conservation.

Nous avons étudié cet aspect de l'action du 2, 4, 5-TP sur trois types de variétés : une variété très précoce : *May Flower*, dont les qualités

gustatives sont naturellement médiocres ; une variété précoce : *Ribet*, de bonne qualité naturelle et une variété de moyenne saison : *Carman*.

Sur la variété *May Flower*, deux concentrations ont été essayées : 50 et 75 mg/l. Sur la variété *Ribet*, la concentration choisie était de 50 mg/l, elle était de 65 mg/l sur la variété *Carman*.

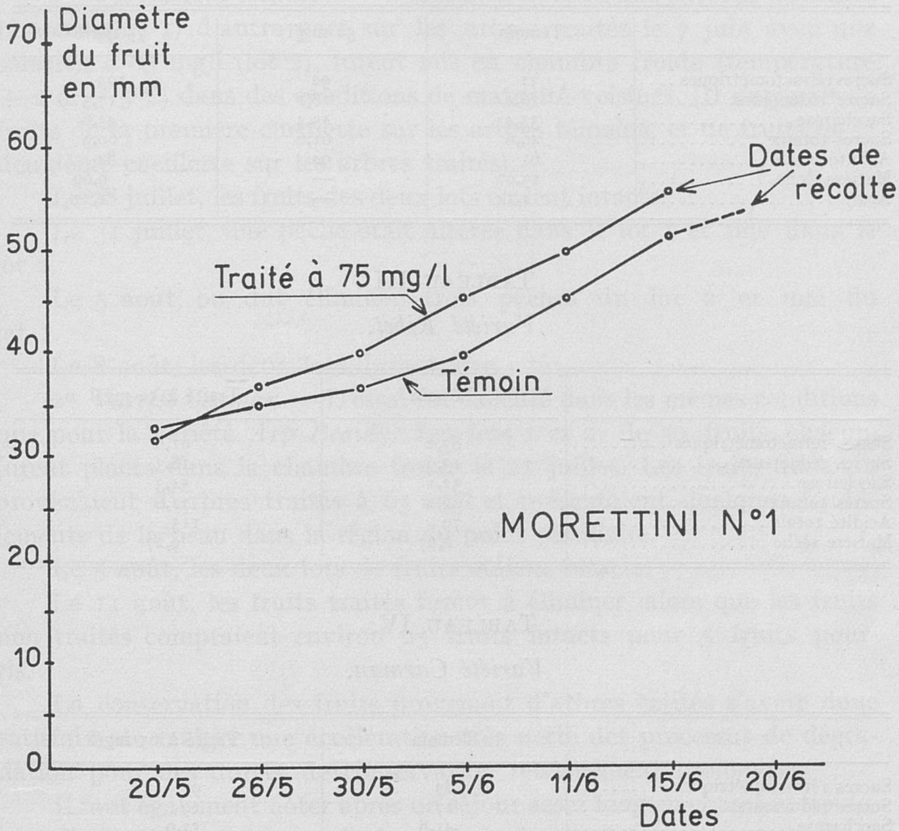


fig. 3. — Traitement exécuté le 20 mai.
Remarque : La faible différence apparente résulte d'une forte chute sur les arbres témoins (pas de chute sur les arbres traités).

TABLEAU I.

Variétés et traitements	Diamètre du fruit		Diamètre du fruit	
	au moment du traitement	seuil de probab. 0,05	au moment de la récolte	seuil de probab. 0,05
Ribet				
2, 4, 5-TP 50 mg/l........	39,6	± 0,96	57,1	± 1,90
Témoin	37,0	± 0,88	44,3	± 1,86
Morettini N°1				
2, 4, 5-TP 75 mg/l........	32,8	± 0,68	46,0	± 2,0
Témoin	33,6	± 0,62	40,4	± 1,36

Les analyses dont les résultats figurent ci-dessous (tableaux II, III et IV). ont été effectuées au même stade de maturité,

TABLEAU II

Variété May Flower.

	Témoin	50 mg/l	75 mg/l
Sucres réfractométriques	71	92	103
Sucres réducteurs	16,2	18,1	17,3
Saccharose	33,4	43,4	43,6
Sucres totaux	49,6	61,6	60,9
Acidité totale	61	94	84
Matière sèche	13,02	—	9,69
Azote	1,14	—	1,31

TABLEAU III

Variété Ribet.

	Témoin	Traité à 50 mg/l
Sucres réfractométriques	83,2	91,6
Sucres réducteurs	15,9	18,3
Saccharose	52,1	54,3
Sucres totaux	68,0	72,6
Acidité totale	79	115
Matière sèche	6,67	9,27

TABLEAU IV.

Variété Carman.

	Témoin	Traité à 65 mg/l
Sucres réfractométriques	83	97
Sucres réducteurs	17	19
Saccharose	41,8	52,9
Sucres totaux	58,8	71,9
Acidité totale	77 méq	83
Matière sèche	8,84 %	12,97

Les sucres sont exprimés en grammes par litre de jus filtré,

les acidités en milliéquivalents,

le pourcentage de matière sèche par rapport au poids de fruits frais dénoyauté,

l'azote a été calculé sur la matière sèche.

Ces chiffres confirment les résultats obtenus par Julian C. CRANE, Elias DE KAZOS and J. G. BROWN (1956), sur l'abricotier. Par ailleurs, il convient de rappeler que les fruits traités sont plus gros et présentent une coloration meilleure que les fruits témoins. Par contre, une partie

d'entre eux manifeste de légères déformations et un faible décollement de la peau au niveau du point pistillaire.

Dans ces conditions, il était intéressant d'examiner les conséquences du traitement sur les qualités de conservation des fruits. Ces essais portèrent sur 30 fruits.

1° *Variété Arp Beauty* — 30 fruits, prélevés d'une part sur les arbres témoins (lot 1) d'autre part sur les arbres traités le 7 juin avec une solution à 65 mg/l (lot 2), furent mis en chambre froide (température + 2 à + 5°C) dans des conditions de maturité voisines. (Il s'agissait de fruits de la première cueillette sur les arbres témoins, et de fruits de la deuxième cueillette sur les arbres traités).

Le 28 juillet, les fruits des deux lots étaient intacts.

Le 31 juillet, une pêche était altérée dans le lot 1 et une dans le lot 2.

Le 5 août, on dut éliminer trois pêches du lot 2 et une du lot 1.

Le 8 août, les deux lots durent être jetés.

2° *Variété Carman* — L'essai fut exécuté dans les mêmes conditions que pour la variété *Arp Beauty*. Les lots 1 et 2, de 30 fruits chacun, furent placés dans la chambre froide le 21 juillet. Les fruits du lot 2 provenaient d'arbres traités à 65 mg/l et présentaient quelques fendillements de la peau dans la région du point pistillaire.

Le 5 août, les deux lots de fruits étaient intacts.

Le 11 août, les fruits traités furent à éliminer, alors que les fruits non traités comptaient environ 25 fruits intacts pour 5 fruits pourris.

La conservation des fruits provenant d'arbres traités s'avère donc satisfaisante malgré une accélération très nette des processus de dégradation pour des durées de conservation relativement prolongées.

Il faut également noter après un séjour assez long en chambre froide, une diminution très nette de la couleur des fruits provenant d'arbres traités. A cet égard, leur supériorité par rapport aux fruits témoins diminue beaucoup.

C. — Essais 1959.

1° EFFET DE LA RÉPÉTITION DES TRAITEMENTS

En vue de préciser si la répétition d'année en année sur les mêmes arbres de traitements à l'aide de solution d'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique n'exerçait sur ces arbres aucun effet phytotoxique à longue échéance, les arbres déjà utilisés pour les essais de 1957 et 1958 furent de nouveau traités. Leur végétation n'en parut nullement réduite.

2° MODE D'ACTION DU PRODUIT

D'autre part, dans le but d'étudier le mode d'action de la solution d'acide, l'expérience suivante fut réalisée :

4 lots de deux arbres furent constitués avec des sujets de la variété *Amsden*.

— le lot 1 constitua le groupe témoin,

— sur le lot 2, les jeunes fruits furent soigneusement enveloppés d'un sachet en polyéthylène un mois avant la date normale de maturité. Les arbres furent alors traités avec une solution à 65 mg/l de 2, 4, 5-TP. Le lendemain, les sachets furent enlevés. Dans ces conditions, la solution n'était pas déposée directement sur les fruits.

— dans le lot 3, les fruits furent badigeonnés au pinceau à l'aide de la solution de 2, 4, 5-TP à 65 mg/l.

— enfin, les arbres du lot 4 furent traités de façon homogène avec la même solution.

Résultats : les fruits des arbres du lot 2 ne différaient pratiquement pas de ceux du témoin.

Au contraire, ceux cueillis sur les arbres du lot 3 égalaient presqu'en coloration ceux du lot 4. Ils étaient toutefois plus petits et de forme plus irrégulière que ces derniers.

Il semble donc que pour l'efficacité de traitement, les fruits eux-mêmes doivent recevoir le produit, la feuille exerçant seulement une influence régulatrice.

3° ACTION DU MODE DE PULVÉRISATION DE LA SOLUTION

Cet essai visait à étudier l'influence possible sur l'efficacité du traitement du type d'appareil utilisé pour réaliser le traitement et de la présence d'un mouillant.

Cet essai fut réalisé chez un arboriculteur des environs de Bordeaux, sur des parcelles homogènes des variétés *Carman* et *Arp Beauty*, toutes deux faiblement colorées naturellement. Le mouillant adopté fut un produit du commerce d'usage courant (1). Quel que soit le type d'appareil retenu, l'adjonction du mouillant à la solution n'eut aucun effet perceptible sur son efficacité.

Les appareils utilisés comprenaient :

1 atomiseur du type Stromboli, utilisant une solution normale à 65 mg/l.

1 appareil à lances à 25 kg de pression, d'usage courant,

1 appareil à lance portatif, à 10-12 kg de pression.

(1) Mouillant Rhodia.

Résultats : Le traitement à l'atomiseur provoqua avec la solution à 65 mg/l des brûlures importantes. Par contre, son efficacité, en ce qui concerne l'amélioration de la coloration et l'augmentation de grosseur des fruits fut très réduite.

L'appareil à lances à 25 kg de pression et l'appareil portatif eurent l'un et l'autre une très bonne efficacité en l'absence presque totale de brûlures.

Ces résultats semblent montrer que pour obtenir la pleine activité du traitement, il importe que les feuilles et les fruits soient recouverts d'une mince pellicule de solution.

Le traitement à l'atomiseur qui se caractérise par la finesse plus grande des gouttelettes réalise mal cette condition. Par contre, la pénétration des fines gouttelettes à l'intérieur des feuilles provoque des brûlures assez importantes.

4° Conséquences du traitement au 2, 4, 5-TP pour la germination des amandes prélevées a l'intérieur des fruits traités, ou traitées elles-mêmes directement.

Pour ces études, seules des variétés tardives furent utilisées ; en effet, l'espèce pêcher se caractérise par le développement incomplet de l'embryon chez les variétés à maturité précoce.

Cet aspect particulier de l'action du 2, 4, 5-TP donna lieu à plusieurs essais.

Tout d'abord, la germination sur gélose de trente amandes provenant de fruits d'arbres témoins et traités avec une solution à 65 mg/l de la variété *Veteran* fut comparée.

Alors que 28 amandes sur 30 germèrent normalement dans le lot témoin, seules 5 amandes manifestèrent un début de germination très ralenti dans le lot issu d'arbres traités.

Par la suite, les 5 plants obtenus eurent une croissance moins active et surtout un développement radiculaire moins intense que les plants issus des amandes témoins.

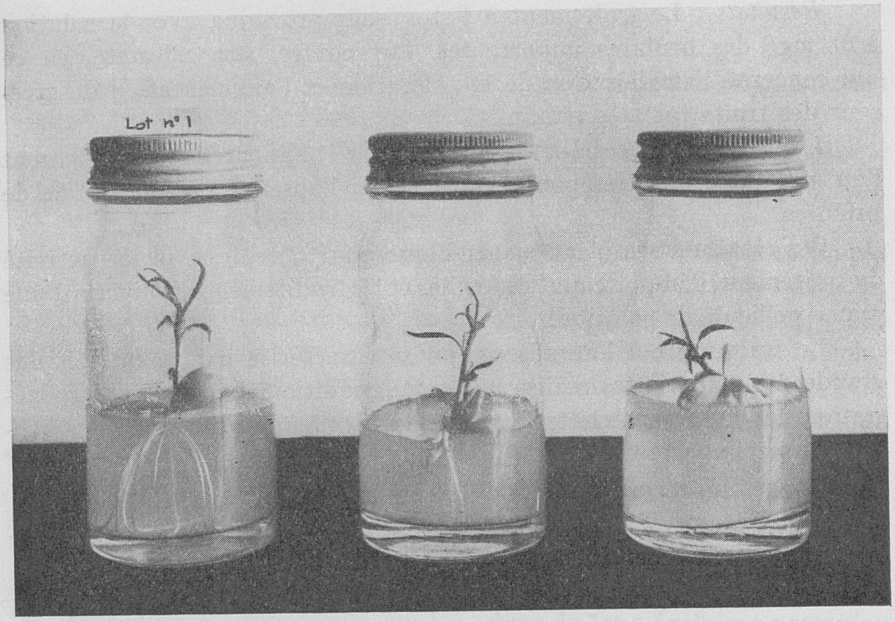
Une autre série d'essais fut entreprise selon la technique mise au point par Julian C. Crane et Muriel V. Bradley (1956) lors d'études analogues sur l'abricotier.

Des noyaux de pêcher porte-greffe G2 S 305-1 normalement stratifiés furent divisés en plusieurs lots de 15 noyaux chacun. Les amandes furent extraites et mises en germination sur gélose après les traitements suivants :

1er lot : témoin.

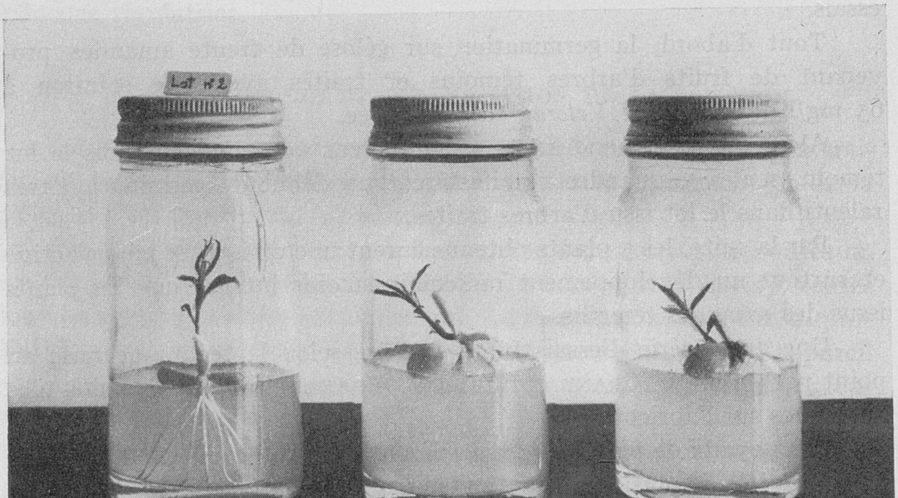
2e lot : amandes ayant subi un séjour de 14 h dans l'eau distillée.

3e lot : amandes ayant subi un séjour de 14 h dans une solution de 2, 4, 5-TP à 8 mg/l



Témoin 8 mg/l 15 mg/l

FIG. 4. — G2 S 305-1 au moment du repiquage. Les amandes ont subi un séjour de 14 heures dans une solution de 2, 4, 5-TP.



Témoin 8 mg/l 15 mg/l

FIG. 5. — G2 S 305-1 au moment du repiquage. Les amandes ont subi un séjour de 24 heures dans une solution de 2, 4, 5-TP.

4e lot : amandes ayant subi un séjour de 14 h dans une solution de 2, 4, 5-TP à 15 mg/l

5e lot : amandes ayant subi un séjour de 24 h dans l'eau distillée.

6e lot : amandes ayant subi un séjour de 24 h dans une solution de 2, 4, 5-TP à 8 mg/l

7e lot : amandes ayant subi un séjour de 24 h dans une solution de 2, 4, 5-TP à 15 mg/l

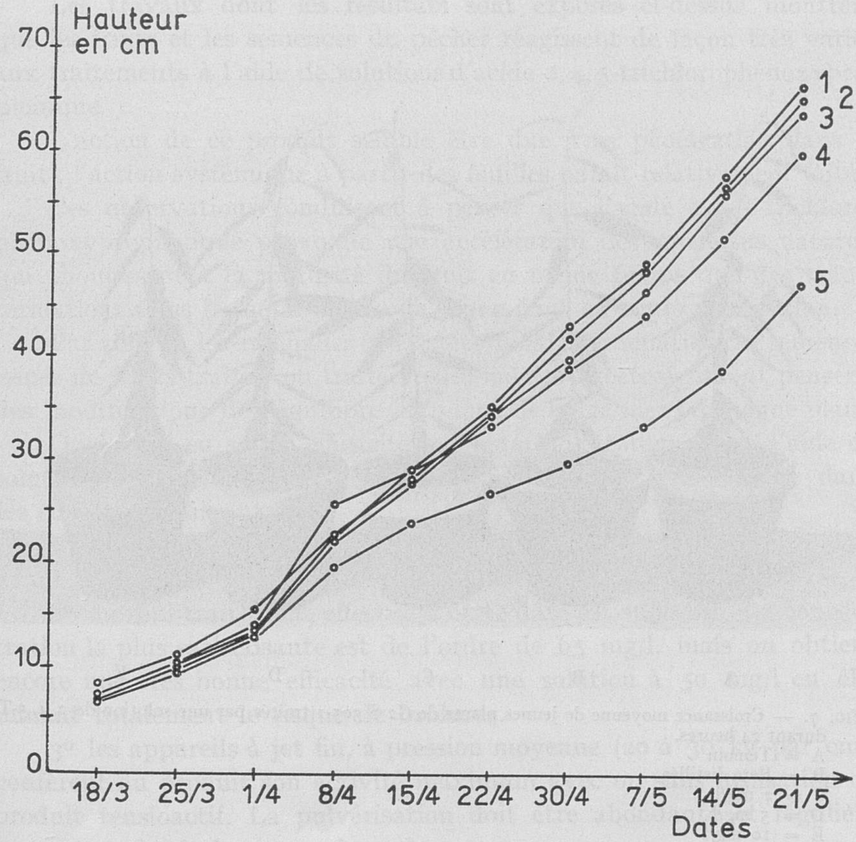


FIG. 6. — Traitement des amandes de G2 S 305-l. par une solution de 2, 4, 5-TP durant 24 h.

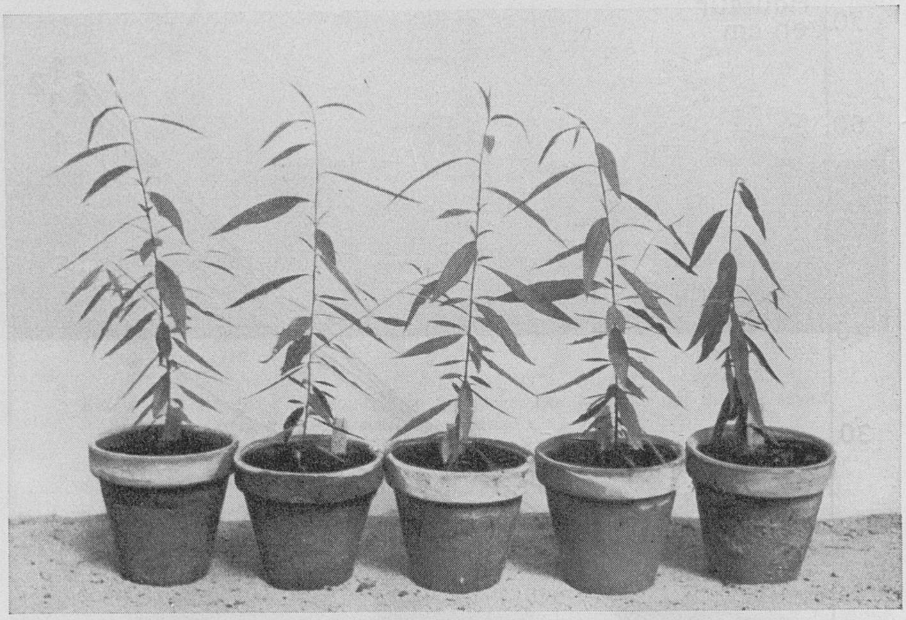
Ces divers traitements furent réalisés à la température du laboratoire (18 à 22°). Le trempage dans l'eau seule n'eut aucun effet appréciable, alors que l'on pouvait redouter un effet néfaste résultant d'un séjour relativement long dans des conditions asphyxiantes des amandes déjà en état de vie ralentie (sortant des couches à stratification).

Comme le montrent les photos ci-jointes (fig. 4 et 5), le 2, 4, 5-TP exerce un effet inhibiteur très net sur la croissance des jeunes plants, en particulier sur celle du système radiculaire. Par contre, le pourcentage

de germination ne fut pas sensiblement affecté avec les concentrations utilisées.

Ces observations correspondent en partie à celles de CRANE sur des amandes d'abricotier. Il faut en effet noter que les formations de tumeurs constatées par CRANE au niveau des cotylédons ne furent pas observées au cours de nos essais.

Un dernier essai nous permit de juger l'effet à longue échéance sur



A B C D E

FIG. 7. — Croissance moyenne de jeunes plants de G2 S 305-1 traités par une solution de 2, 4, 5-TP durant 24 heures.
A = Témoin
B = Eau distillée
C = 2 mg/l
D = 5 mg/l
E = 10 mg/l

la croissance des jeunes plants d'un traitement des amandes par une solution de 2, 4, 5-TP.

Les amandes extraites des noyaux stratifiés du pêcher porte-greffe G2 S 305-1 furent divisées en lots de 15, comme dans les expériences précédentes et soumises aux traitements suivants, à la température du laboratoire avant d'être mises à germer sur gélose.

Témoin : sans traitement,

Séjour de 24 h dans l'eau distillée,

Séjour de 24 h dans une solution à 2 mg/l de 2, 4, 5-TP,

Séjour de 24 h dans une solution à 5 mg/l de 2, 4, 5-TP,

Séjour de 24 h dans une solution de 10 mg/l de 2, 4, 5-TP.

La courbe de croissance ci-contre (fig. 6) rend compte des observations biométriques (fig. 7).

IV. — Conclusion.

Les travaux dont les résultats sont exposés ci-dessus montrent que les fruits et les semences du pêcher réagissent de façon très variée aux traitements à l'aide de solutions d'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique.

L'action de ce produit semble être due à sa pénétration dans le fruit ; l'action systémique à partir des feuilles paraît relativement faible.

Ces observations conduisent à penser que l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique provoque une accélération des processus naturels qui aboutissent à la maturité du fruit en même temps que des transformations dans le métabolisme du jeune fruit en cours d'évolution.

Par ailleurs, les anomalies constatées dans la germination des semences issues de fruits traités, ou traitées elles-mêmes directement font penser à des modifications de l'équilibre auxinique de l'amande et du jeune plant.

Quoi qu'il en soit, l'efficacité optimum des traitements à l'aide de solution d'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique est obtenue dans les conditions suivantes :

1º la meilleure époque d'application du 2, 4, 5-TP se situe un mois avant la date de maturité normale des fruits de la variété considérée.

2º un seul traitement effectué à cette date est suffisant. La concentration la plus satisfaisante est de l'ordre de 65 mg/l, mais on obtient encore une très bonne efficacité avec une solution à 50 mg/l en éliminant totalement le risque de brûlures.

3º les appareils à jet fin, à pression moyenne (20 à 30 kg par cm²) confèrent au produit son activité maximum avec ou sans utilisation de produit tensioactif. La pulvérisation doit être abondante et régulière sans atteindre le lessivage des arbres.

Dans ces conditions, l'avance de maturité obtenue atteint cinq jours en moyenne, les fruits sont plus gros et beaucoup plus colorés. La chute prématurée des fruits avant cueillette est pratiquement supprimée.

La tenue au frigorifique des fruits traités est satisfaisante bien que très légèrement réduite par rapport à celle des fruits témoins. Signalons enfin que de bons résultats — tout au moins en ce qui concerne l'augmentation de la coloration des fruits et la lutte contre la chute prématurée — sont également obtenus avec l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxyacétique.

Reçu pour publication le 8 décembre 1960.

RÉSUMÉ

L'action de deux composés phénoxyques, l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxyacétique et surtout l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique, sur les caractères des fruits, la germination des amandes et la croissance des semis du pêcher, est étudiée en fonction

— des concentrations utilisées,

— des dates de traitement,

— des types de pulvérisation réalisés.

Les résultats suivants ont été obtenus :

La meilleure époque de traitement se situe environ un mois avant la date normale de maturité de la variété avec une concentration de l'ordre de 50 mg/l de matière active.

L'utilisation des appareils à pulvérisation pneumatique, type atomiseur, augmente les risques de phytotoxicité et diminue l'efficacité des traitements.

La plus grande efficacité est obtenue lorsque feuilles et fruits peuvent être recouverts d'une mince pellicule de solution.

Dans ces conditions, on observe :

— une avance de maturité de 4 à 5 jours,

— une coloration plus forte des fruits traités,

— une croissance plus rapide des fruits et un calibre supérieur à la cueillette,

— une élévation de la teneur en sucre et en matière sèche,

— une légère réduction de l'aptitude à la conservation en chambre froide,

— des anomalies dans la germination des amandes issues de fruits traités et un ralentissement dans la croissance des plants provenant de ces amandes.

SUMMARY

Effect of 2, 4, 5-trichlorophenoxypropionic acid on early ripening, coloration, size of peaches and seed germination.

The effects of spraying peach trees with two phenoxychemicals, 2, 4, 5-trichlorophenoxyacetic acid and 2, 4, 5-trichlorophenoxypropionic acid, on fruit characters, germination of seeds and growth of seedlings, were studied in correlation with :

— the concentration of chemicals,

— the spraying dates,

— the type of spraying engines.

The following results were obtained :

The best spraying date is about four weeks before the normal ripening time of the variety, at a rate of 50 ppm.

The use of pneumatic spraying engines which make very thin droplets, increases the danger of phytotoxicity and decreases the efficiency of products.

The best results are obtained when leaves and fruits can be covered with a thin film of liquid.

When these conditions are gathered, the following effects are observed :
— a ripening time four or five days earlier,
— a better coloration of fruits on sprayed trees,
— a higher rate of growth of sprayed fruits, and a better size at the picking time,
— a higher content in sugar and dry matter,
— a light decrease in the ability of fruits to be conserved in cold rooms,
— accidents in the germination of seeds from sprayed fruits and a lower growth rate of seedlings.

Ж. ЮГАР и Р. СОНЬЕ.

Действие 2-4-5 трихлорофеноксипропионической кислоты на скороспелость, интенсивность окраски, величину персиков и прорастание их семян.

РЕЗЮМЭ

Действие двух сложных феноксей, 2-4-5 трихлорофеноксиацетической кислоты и особенно 2-4-5 трихлорофеноксипропионической кислоты на характеры плодов, прорастание косточек и рост сеянцев персика изученно по функциям :
— использованных концентраций;
— периодов приложения;
— типов осуществленных опрыскиваний.

Были полученны следующие результаты :

— Лучий период приложения находится около месяца до нормального выспевания даннаго сорта с концентрацией порядки 50 ч. на миллион действующего вещества.

— Употребление пневматических аппаратов опрыскивания типа атомизор увеличивает риск фито-токсичности и уменьшает эффективность опрыскивания.

— Наибольшая эффективность получается когда листья и плоды могут быть покрыты тонкой пленкой раствора.

В таких условиях наблюдается :
— ускорение созревания на 4-5 дней;
— более сильная окраска плодов;
— более быстрый рост плодов, больший калибр при сборе;
— повышение содержания сахара и сухого вещества;
— легкое снижение способности к хранению в холодильнике;
— аномалии в проростании косточек полученных от опрысканных плодов и замедление в росте растений происходящих от этих косточек.

ZUSAMMENFASSUNG

Wirkung der 2-4-5 Trichlorophenoxypropionsäure auf die Frühreife, die Färbungsintensität und die Grösse der Pfirsiche sowie auf die Keimung ihrer Sämen.

Die Wirkung von 2 Phenoxyverbindungen, die 2-4-5 Trichlorophenoxyessigsäure und ganz besonders die 2-4-5 Trichlorophenoxypropionsäure, auf die Fruchtsmerkmalen, das Keimen der Mandeln und das Wachstum der Pfir-

sichsämlinge wurde, unter Berücksichtigung der Lösungskonzentration, der Behandlungszeit und des Sprühverfahrens, analysiert.

Folgende Ergebnisse wurden erzielt :

— Die beste Behandlungszeit liegt ungefähr ein Monat vor der normalen Reife der Sorte mit einer Konzentration von zirka 50 ppm Aktivstoff.

— Die Benützung von pneumatischen Sprühgeräten erhöht die Phytotoxicität und vermindert die Wirksamkeit der Behandlungen.

— Die höchste Wirksamkeit wird erzielt wenn Blätter und Früchte von einem dünnen Lösungsfilm bedeckt werden. Dabei kann man folgendes beobachten :

— Reifevorsprung von 4-5 Tage.

— Erhöhte Farbungsintensität der Früchte.

— Beschleunigtes Wachstum der Früchte die bei der Ernte einen grösseren Durchmesser besitzen.

— Erhöhung des Zuckergehaltes und der Trockensubstanz.

— Geringe Herabsetzung der Konservierungsfähigkeit im Kühlraum.

— Anomalien bei der Keimung der Mandeln die von behandelten Früchten kommen und verlangsamtes Wachstum der entstandenen Sämlingen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BATGER (L. P.) and UOTA (M.). — Effects of 2, 4, 5-trichlorophenoxypropionic acid sprays on fruit set of pears and apples. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **58**, 33-36, 1951.

BRADLEY (Muriel V.) and CRANE (J. C.). — Effects of auxins on development of apricot seeds and seedlings. *Amer. J. Bot.*, **44**, 164-175, 1957.

CRANE (J. C.). — Fruit growth of four fig varieties as measured by diameter and fresh weight. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **52**, 237-244, 1948.

CRANE (J. C.). — The comparative effectiveness of several growth regulators for controlling preharvest drop, increasing size and hastening maturity of Stewart apricots. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **67**, 153-159, 1956.

CRANE (J. C.) and PUNSRI (P.). — Comparative growth of the endosperm and the embryo in unsprayed and 2, 4, 5-trichlorophenoxyacetic acid sprayed *Royal* and *Tilton* apricots. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **68**, 96-104, 1956.

CRANE (J. C.), DE KAZOS (E. D.) and BROWN (J. G.). — The effects of 2, 4, 5-trichlorophenoxyacetic acid on growth, moisture and sugar content of apricot fruits. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **68**, 105-112, 1956.

CRANE (J. C.) and BRADLEY (M. V.). — Growth regulators on apricot. *Calif. Agric.* **10**, p. 5 et 14, october 1956.

DETAR (J. E.), GRIGGS (W. H.) and CRANE (J. C.). — The effects of growth regulating chemicals applied during the bloom period on the subsequent set of *Bartlett* pears. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **55**, 137-139, 1950.

HARLEY (C. P.), MOON (H. H.) and REGEIMBAL (L. O.). — Further studies on sprays containing 2-4-dichlorophenoxyacetic acid, and some related compounds for reducing harvest drop of apple. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **50**, 38-44, 1947.

MARTH (P. C.), HAVIS (L.) and PRINCE (V. E.). — Effects of growth-regulating substances on development and ripening of peaches. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **55**, 152-158, 1950.

NITSCH (J. P.). — The physiology of fruit growth. *Annual Rev. Plant Physiol.*, **4**, 199-236, 1953.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, 11 (1), 25-59

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA GÉNÉTIQUE QUANTITATIVE CHEZ UNE PLANTE AUTOGAME : LE BLÉ

PREMIÈRE PARTIE

PRINCIPES FONDAMENTAUX

PAR

R. ECOCHARD et J. HUET

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

I. — Théorie des facteurs multiples.

II. — Informations tirées des F_1.

A. — Analyse des F_1.
B. — Régression à parent constant.
C. — Cas des essais diallèles.
D. — Discussion.

III. — Informations tirées des moyennes de F_2.

A. — Analyse des moyennes de F_2.
B. — Régression à parent constant.
C. — Discussion.

IV. — Informations tirées des variances des familles en disjonction.

A. — Décomposition de la variance.
B. — Modèle génique. Nombre de gènes. Discussion.
C. — L'héritabilité.
D. — Taux de transgression favorable.

V. — Dispositifs expérimentaux utilisables.
A. — Premier type.
B. — Deuxième type.
C. — Troisième type.
D. — Quatrième type.
E. — Cinquième type.
F. — Sixième type.
G. — Septième type.

Conclusion.

INTRODUCTION (1)

L'hérédité des caractères quantitatifs est un des problèmes fondamentaux de la génétique.

Sur le plan théorique, elle se présente comme un point de rencontre entre le Mendelisme, d'une part, redécouvert autour de 1900, et d'autre part, la Biométrie, fondée par F. GALTON dès 1889, avec des méthodes d'approche entièrement distinctes.

Comme le rappelle justement K. MATHER (1949), ces deux sciences parlaient un langage si différent qu'on a cru d'abord qu'elles s'opposaient radicalement.

Mais les expériences classiques et simultanées de H. NILSSON-EHLE (1909) sur la pigmentation des grains de blé, et de W. JOHANNSEN (1909) sur le poids des graines de haricot, ont amorcé les prémices d'une théorie quantitative de l'action de certaines gènes, appelée à un développement important.

On doit à E. M. EAST (1915) et R. A. FISHER (1918) puis à K. MATHER (1941 etc...) d'avoir non seulement fondé les bases théoriques des recherches entreprises dans cette voie, mais aussi d'avoir donné corps, a-posteriori, à des hypothèses plus intuitives, comme celles que formulait J. B. HARRINGTON (1932).

Sur le plan pratique, la connaissance de l'hérédité quantitative peut rendre de grands services pour la sélection, étant donné que la plupart des caractères agronomiques des plantes, faisant l'objet d'une sélection améliorante, sont des caractères mesurables : productivité, précocité, résistance à beaucoup d'adversités, teneur en constituants utiles etc...

C'est de cette étude que doit venir la réponse à ces deux problèmes de base :

Comment peut-on diriger rationnellement le choix des croisements et des familles ; et d'autre part :

Comment le matériel sélectionné évoluera-t-il, c'est-à-dire finale-

(1) Les auteurs remercient leurs collègues de l'I. N. R, A., principalement MM. A. VINCENT, E. POCHARD, J. ARNOUX, M. RIVES, J. MORICE, pour leur aide, apportée au cours de ce travail, et les remarques et critiques constructives qu'ils leur ont apportées.

ment : quel progrès peut-on espérer idéalement d'un croisement ou d'un ensemble de croisements effectué dans un but déterminé.

C'est encore MATHER (1955) qui répond que cette réaction du matériel vivant à la sélection qu'on lui applique dépend de trois facteurs :

1° Taux et intensité des forces sélectives mises en jeu,

2° Interaction phénotype-génotype, puisque le choix porte sur le phénotype alors que la transmission de cette intervention concerne le génotype.

3° Importance, distribution et éléments de la variabilité génique.

La notion d'héritabilité a été définie pour connaître quelle prise on peut avoir sur l'évolution qu'on prétend diriger.

Nous limiterons cette étude au seul cas des *plantes autogames*, améliorées par *hybridation*.

Dans cette première partie nous essaierons de faire le point des connaissances actuelles sur ce problème, à partir des publications les plus marquantes parmi l'importante bibliographie consacrée depuis vingt ans à la génétique quantitative.

Nous tenterons d'en dégager les lignes de force, pour préciser ce qui est clair et mesurer aussi ce qui subsiste de questions sans réponse dans l'interprétation des mécanismes et leur application à la sélection généalogique.

Ensuite nous discuterons des bases expérimentales auxquelles il faut recourir pour recueillir des données statistiquement interprétables.

La deuxième partie, publiée à la suite de ce premier article, sera consacrée à une expérimentation conduite à Versailles sur le blé et analysée selon les principes précédents.

I. — THÉORIE DES FACTEURS MULTIPLES

Pour rattacher au schéma mendelien les disjonctions continues d'un caractère héréditaire mesurable, la démarche est la même que pour passer de la loi binomiale à la loi de GAUSS.

L'histogramme des fréquences tend vers une courbe en cloche lorsque les alternatives élémentaires augmentent en nombre tandis que leur action unitaire décroit.

Ces alternatives, nombreuses et indépendantes, introduisent à la notion de *facteurs multiples* dont l'action est discrète, mais additive.

On suppose donc l'existence de gènes, distincts des gènes majeurs parce qu'ils ne sont pas perceptibles individuellement : ce sont les *polygènes*.

Il n'est d'ailleurs pas nécessaire d'en imaginer un nombre infini, pour expliquer la variation continue de la disjonction. En effet la fraction non héréditaire de la variation du phénotype « noie les contours »

de la distribution binomiale des gènes, pour donner un caractère de continuité à la variation.

C'est ainsi que FISHER, IMMER et TEDIN (1932) et CHARLES et SMITH (1939) proposent de décomposer la variance observée en ses deux constituants : héritable et non héritable. La fraction héritable, elle-même, comprend l'action des gènes à l'état homozygote, qui est fixable, et la part de la dominance, qui est héritable mais non fixable.

Le schéma de FISHER, IMMER et TEDIN, et les développements qu'il a reçu notamment dans MATHER (1949), suppose que l'échelle de mesures employée est conforme à une action *additive et indépendante* des gènes.

Il n'est pas du tout évident, au contraire, que les mesures arithmétiques naturelles satisfont obligatoirement à cette hypothèse. En effet, les phénomènes biologiques manifestent rarement leurs effets sur une grandeur mesurable par une relation linéaire. Dès que sont en jeu des forces de croissance, les fonctions que l'on rencontre s'expriment plutôt par des séries convergentes, ou divergentes.

Ainsi en mesurant des longueurs, des rapports, des nombres, des angles ou des poids, rencontre-t-on souvent des progressions géométriques ou exponentielles, quelquefois des séries harmoniques ou d'autres, plus complexes. On sait par exemple le rôle joué par les séries de FIBONACCI, tant chez les végétaux que chez les animaux, dans la répartition des organes ou des ornementations.

Tous ces systèmes peuvent intervenir ; et d'une façon d'autant plus complexe d'ailleurs que le caractère mesuré est lui-même la résultante de forces plus variées. Or les gènes figurent parmi ces forces ; les uns commandent un seuil d'action de la température, les autres la quantité d'un métabolite utilisable, d'autres encore le rythme des divisions cellulaires, etc...

En principe toute étude biométrique supposerait au départ l'analyse physiologique précise de ce qu'on mesure.

La conclusion est qu'on ne peut pratiquement jamais fixer arbitrairement l'échelle des mesures à utiliser.

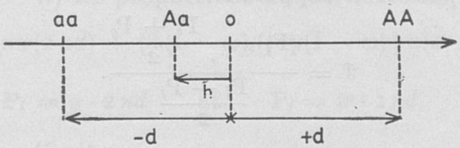
Il faut voir si une échelle simple peut être préférée à une autre parce qu'elle se rapproche davantage de l'hypothèse de l'action additive et indépendante des gènes, dans la zône de variation ou l'on se trouve.

Pour ce faire, MATHER (1949) propose des critères simples basés sur la comparaison des moyennes des F_1, F_2 et retrocroisements, avec celle des parents.

En général beaucoup de cas d'interaction entre loci disparaissent, en remplaçant une échelle de mesure par une autre plus adéquate. Et ce n'est que dans le cas idéal où tous les gènes agissent de façon additive et indépendante que la mesure de la dominance (interaction entre allèles d'un même locus) a un sens.

En supposant donc cette hypothèse satisfaite, et en envisageant d'abord le cas d'un seul gène A, *a*, soit d_A et d_a les déviations phénotypiques respectivement dues aux combinaisons AA et *aa* ; et soit h_a celle qui provient de l'hétérozygotie A*a* ; (d_A, d_a et h_a sont mesurés à partir de la moyenne entre les parents AA et *aa*). La dominance génétique à ce locus a alors pour mesure :

$$\frac{h}{d} = \alpha$$



Un caractère commandé par plusieurs polygènes tels que A_1, a_1, A_2 a_2, etc, dans une lignée pure P_i, a pour mesure :

$$S(d_A) - S(d_a) + C$$

ou S (d_A) exprime la somme des effets des gènes représentés par leur allèle positif, S (d_a) la somme des effets des gènes représentés par leur allèle négatif, et C représente à la fois le substratum génétique non pris en considération, et l'effet du milieu.

Deux lignées pures, étudiées dans les mêmes conditions de milieu, différent, pour ce caractère, de :

$$2[S(d_A) - S(d_a)].$$

Leur moyenne est

$$\frac{P_i + P_j}{2} = C$$

c'est le « parent moyen ».

La F_1 entre ces deux lignées, semées dans les mêmes conditions, a pour valeur :

$$(F_1)_{ij} = S(h_a) + C,$$

et diffère du parent moyen de la quantité :

$$(F_1)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2} = S(h_a).$$

Cette grandeur S (h_a) est la « dominance phénotypique ».

Il y a « superdominance phénotypique » lorsque

$$S(h_a) > S(d_a)$$

c'est-à-dire lorsque la F_1 est supérieure au parent le plus élevé, pour le caractère considéré.

Il faut souligner la différence entre cette *définition phénotypique de la dominance,* et celle qu'utilise la génétique formelle, où dominance et superdominance concernent les allèles présents *à un seul locus.*

Les dominances intégrées, S (h_a), n'ont de signification qu'au niveau de l'ensemble du génotype.

Si l'on admet, avec EAST et JONES (1919) que l'*hétérosis* est un phénomène d'ordre essentiellement nucléaire, la déviation phénotypique de la F_1 par rapport au parent moyen, c'est-à-dire S (h_a), nous fournit une définition quantitative de l'hétérosis. Toutefois les généticiens qui s'occupent de maïs, par exemple, ont pris l'habitude de réserver ce mot d'*hétérosis* aux seuls cas de superdominance phénotypique.

On a appelé *potence* le rapport :

$$\mathcal{T} = \frac{(F_1)_{ij} - \dfrac{P_i + P_j}{2}}{\dfrac{P_i - P_j}{2}}.$$

Cette notion est, elle aussi d'ordre essentiellement phénotypique. Elle ne mesure la vraie valeur de la dominance génétique que dans le cas théorique où,

1° Tous les gènes intéressés ont une répartition iso-directionnelle (c'est-à-dire à l'état + chez un parent et — chez l'autre).

2° La déviation phénotypique due aux combinaisons hétérozygote et homozygote est constante pour tous les loci :

$$d_a = d_b = \cdots = d \qquad h_a = h_b = \cdots = h.$$

On a alors, en effet :

$$P_i - P_j = 2\,kd \qquad \text{et} \qquad (F_1)_{ij} = kh + C$$

d'où
$$\mathcal{T} = \frac{h}{d} = \alpha.$$

Le schéma de FISHER, IMMER et TEDIN a servi de base à toute une série d'analyses, pour tenter d'interpréter le comportement des F_1, F_2, retrocroisements (le « back-cross » des anglo-saxons) etc...

L'ajustement des valeurs observées avec les valeurs calculées par ce schéma permet de savoir dans quelle mesure les hypothèses qu'il suppose s'appliquent à la réalité.

Dans le cas où l'ajustement est bon, il est donc possible de parvenir à un modèle génétique qui permet de prévoir, dans une certaine mesure, l'évolution des croisements au cours des générations ultérieures.

II. — INFORMATIONS TIRÉES DES F_1

A. — Analyses des F_1

Il est possible, moyennant certaines conditions, d'établir un modèle génétique, à partir des seules F_1, c'est-à-dire d'une génération qui est homogène comme les parents.

Les premières recherches sont dues à B. Griffing (1950).

Cet auteur pose (notations de Fisher, Immer et Tedin modifiées)

$$A_1A_1 = A_2A_2 = \cdots = 2d$$
$$A_1a_1 = A_2a_2 = \cdots = d + dh$$
$$a_1a_1 = a_2a_2 = \cdots = O.$$

Soient u et w, chez P_i et P_j respectivement, les proportions de loci où l'allèle est dominant pour n gènes en jeu ;

(I — u) et (I — w) les proportions de loci récessifs :

$$(F_1)_{ij} = uw(2\,nd) + [w(I - u) + u(I - w)]\, n(d + dh)$$

et comme

$$P_i = u \cdot 2\,nd \qquad \text{et} \qquad P_j = w \cdot 2\,nd,$$

l'égalité précédente s'écrit :

$$(F_1)_{ij} = \frac{P_i + P_j}{2}(1 + h) - \frac{h}{2\,nd} P_i \cdot P_j$$

C'est-à-dire, pour rester conforme aux notations que nous avons utilisées avec R. A. Fisher :

$$(F_1)_{ij} = \frac{P_i + P_j}{2}(I + \alpha) - \frac{\alpha}{2\,kd} \cdot P_i \cdot P_j.$$

B. — Régression à parent constant

Un seul croisement ne suffit évidemment pas pour déduire de cette expression la valeur des 3 inconnues α, d et k.

Mais on voit que plusieurs F_1 ayant un parent commun P_i sont rangées en progression arithmétique en fonction du parent variable P_j, si les valeurs de α et de kd sont constantes. L'ajustement de la régression à une droite indique à la fois :

1° Si cette hypothèse est vérifiée,

2° Si l'échelle des mesures est adéquate.

Dans le cas contraire, les points seraient rangées le long d'une courbe.

La pente de la régression (« constant parent regression » ou *c.p.r.*) est alors égale à la dérivée de $(F_1)_{ij}$ par rapport à P_j et cette pente est proportionnelle au parent récurrent P_i.

$$\text{c. p. r.} = \frac{\delta(F_1)_{ij}}{\delta P_j} = \frac{1 + \alpha}{2} - \frac{\alpha}{2\,kd} P_i$$

Dans cette même étude (Griffing 1950), l'auteur propose alors une méthode pour calculer les indices génétiques relatifs à une série de croisements à partir de cette regression.

Le modéle mathématique est :

$$\left.\begin{array}{l}\text{Parent constant : } P_i = g_i + e_i \\ \text{Parent variable : } P_j = g_j + e_j\end{array}\right\} \text{d'où : } \frac{P_i + P_j}{2} = \frac{g_i}{2} + \frac{g_j}{2} + \frac{e_i}{2} + \frac{e_j}{2}$$

et
$$(F_1)_{ij} = \frac{g_i}{2} + \frac{g_j}{2} + h_{ij} + e_{ij}.$$

g et h sont les effets de base des gènes à l'état homozygote ou heterozygote. Ces effets sont respectivement fonction de d et αd seulement. e_i, e_j et e_{ij} sont les termes qui représentent toutes les causes non contrôlées de variation.

Et l'on pose, selon la méthode des espérances mathématiques de variance, E (« mean square expectation » de SNEDECOR), que : la variance d'une grandeur qui est la somme de plusieurs éléments est la somme des variances de ces divers éléments, augmentée des covariances entre tous ces éléments pris 2 à 2.

Or :
$$E(g - \bar{g}) = E(h - \bar{h}) = 0$$
$$E(g - \bar{g})^2 = \sigma_g^2$$
$$E(h - \bar{h})^2 = \sigma_h^2$$
$$E(g - \bar{g})(h - \bar{h}) = \sigma_g \cdot \sigma_h$$

tous les autres double produits sont nuls, et

$$E(e)^2 = \sigma_e^2, \text{ variance de l'erreur.}$$

Les valeurs estimées des variances et covariances deviennent alors :

$$E\,\{\text{var. } (F_1)_{ij}\} = \tfrac{1}{4}\sigma_g^2 + \sigma_h^2 + \rho\sigma_g\sigma_h + \sigma_e^2$$
$$E\,\{\text{var. } P_j\} = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$$
$$E\left\{\text{var. } \frac{P_i + P_j}{2}\right\} = \frac{1}{4}\sigma_g^2 + \tfrac{1}{4}\sigma_e^2$$
$$E\left\{\text{var. } \left((F_1)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2}\right)\right\} = \sigma_h^2 + \frac{5}{4}\sigma_e^2$$
$$E\,\{\text{covar. } (F_1)_{ij}/P_j\} = \frac{1}{2}\sigma_g^2 + \rho\sigma_g \cdot \sigma_h.$$

Les composantes génétiques σ_g, σ_h et σ_e sont évaluées en égalant les valeurs observées et attendues de ces variances et covariances.

La regression à parent constant, dont la pente observée est :

$$b = \frac{\text{covar. } (F_1)_{ij}/P_j}{\text{var. } P_j}$$

a elle-même pour la valeur attendue :

$$\beta = \frac{\frac{1}{2}\sigma_g^2 + \rho \cdot \sigma_g \cdot \sigma_h}{\sigma_g^2}.$$

D'autre part, s'il y a dominance, sans interaction entre loci, la valeur estimée de la dominance moyenne est :

$$\alpha = \frac{\sigma_h^2}{\sigma_g^2}.$$

Elle est significativement différente de zéro, si

$$F = \frac{\text{var.}\left[(F_1)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2}\right]}{\frac{5}{4}\,\sigma_e^2} > F_{\text{lim.}}$$

avec, pour degrés de liberté, le nombre de F_1 du groupe diminué de un.

Un groupe de F_1 à parent constant fournit donc une estimation de la dominance moyenne.

D'autre part le calcul de ρ à partir des équations précédentes indique si la direction de la dominance est orientée dans le sens de la *pression de sélection*. En effet, on sait qu'une pression de sélection dans un sens déterminé entraîne l'accumulation d'allèles dominants qui agissent dans ce sens. Une valeur de ρ significativement différente de zéro prouve que les allèles agissant dans le sens favorable sont en moyenne plus souvent dominants.

C. — Cas des essais de diallèles.

Les analyses qui précèdent s'appliquent bien au cas d'un essai ou figurent toutes les F_1 réalisées entre une série de parents pris deux à deux. Pour n lignées parentales, ces F_1 sont au nombre de $\frac{n\,(n\text{-}1)}{2}$. si l'on ne dispose pas des croisements réciproques.

Ces essais, appelés *diallèles*, ont été utilisés la première fois par Sprague et Tatum (1942) sur le maïs. Jinks (1954) et Hayman (1954) ont montré le parti qu'on pouvait en tirer pour l'étude des plantes autogames.

Ces auteurs utilisent également les statistiques du deuxième degré, variances et covariances, pour analyser le modèle en jeu.

La variance des parents impliqués dans un essai diallèle avec répétition est :

$$\text{var. } P_j = D + E.$$

D est la portion héritable et E la part de la fluctuation, ce qui est identique à la notation de Griffing :

$$\text{var. } P_j = \sigma_g^2 + \sigma_e^2.$$

Et les auteurs montrent que la variance moyenne des descendances par groupe ayant un parent constant est :

$$\text{var. } (F_1)_i = \frac{1}{4}D + \frac{1}{4}H + E \qquad (1)$$

(A la différence du cas précédent il faut adjoindre à chaque groupe, à côtés des F_1, le parent lui-même autofécondé qui est le cas particulier où $i = j$).

La variance des moyennes de descendances de tous les parents est :

$$\text{var. } (F_1)_i = \frac{1}{4} D + \frac{1}{n} E \qquad (2)$$

Et la variance globale de toutes les descendances, est :

$$\text{var. } (F_1)_{ij} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E \qquad (3)$$

La part de la fluctuation est calculée différemment dans le cas où, au lieu d'avoir les parents et F_1 avec répétitions, on dispose des n $(n-1)$ croisements réciproques pour tous les croisements : $P_i \times P_j$. Voir aussi les remarques page 48.

D et H ne représentent réellement S (d_a^2) et S (h_a^2) définis page 29 que dans le cas où, quel que soit le gène, l'allèle A et l'allèle a sont dans les mêmes proportions parmi les divers parents, c'est-à-dire $u = w$ dans la notation de GRIFFING.

Dans ce cas, l'expression (3) est identique à celle de la variance d'une F_2 tirée d'un seul croisement (voir page 39).

Les recherches de JINKS et de HAYMAN montrent par ailleurs que, d'un parent à l'autre d'un essai diallèle, la covariance descendance sur parent variable varie dans la même proportion que la variance des descendances du parent considéré.

C'est-à-dire que la regression :

$$\frac{\text{covar. } (F_1)_{ij}/P_j - \frac{1}{n} E}{\text{var. } (F_1)_i - E}$$

a, lorsque i varie, une pente égale à $+ 1$.

La covariance est affectée ici d'un terme aléatoire $\frac{1}{n}$ E, par suite de la présence du parent aux côtés des F_1 dans la descendance.

En confrontant avec $+ 1$ la pente réellement observée de cette régression, on peut écarter certaines F_1 aberrantes qui n'obéissent pas aux hypothèses ; nous y reviendrons.

Enfin les recherches de JINKS et HAYMAN prouvent que les essais diallèles où ne figurent que les F_1 et les parents suffisent à calculer la *dominance moyenne* des gènes en jeu, ainsi que *leur nombre*.

En effet ils démontrent que :

$$\alpha^2 = \frac{\text{var. } (\overline{F}_1)_i - \text{covar. } (F_1)_{ij}/P_j - \frac{1}{4} (\text{var. } P_i - E)}{\text{var. } P_i - E}$$

$$k = \frac{\left[\overline{(F_1)_{ij}} - \overline{P_i}\right]^2}{\text{var. } (F_1) - \text{var. } (\overline{F}_1)_i + \frac{n-1}{n} E}$$

et ceci quelle que soit la répartition des allèles positifs et négatifs dans l'ensemble des parents, c'est-à-dire avec $u \neq w$ (répartition qu'il est d'ailleurs possible de calculer.)

Le nombre de gènes en jeu n'est peut-être pas intéressant en lui-même. Toutefois il permet d'estimer la valeur du parent théorique minimum et du parent théorique maximum, c'est-à-dire les lignées qui auraient respectivement tous les gènes à l'état défavorable ou à l'état favorable.

On a ainsi une prévision des limites possibles de transgression à partir des géniteurs utilisés.

D. — Discussion.

Les essais diallèles permettent donc une analyse poussée des caractéristiques génétiques conditionnant les disjonctions quantitatives.

Ils sont relativement faciles à manipuler au point de vue expérimental, puisque n'y figurent que des familles, parents et F_1, génétiquement homogènes, définies par leur moyenne affectée d'une fluctuation interne réduite.

Une difficulté réside cependant dans le fait que, pour établir les variances et covariances ci-dessus, il faut un nombre suffisant de lignées parentales. Avec 10 parents, par exemple, il y a 45 F_1 différentes, (ou 90 si l'on fait les croisements réciproques).

Par ailleurs, ces lignées parentales (ou au moins la plupart d'entre elles) doivent représenter un échantillonnage au hasard dans une population de lignées pures.

Le cas qui se rapproche le mieux de ces conditions est celui qui concerne des lignées dérivant sans sélection d'un croisement original unique. Dans ce cas, d'autre part, on évite les inconvénients possibles provenant de séries polyallèliques.

En résumé, l'analyse d'une série de croisements diallèles consiste à établir un modèle génétique qui indique le nombre de gènes en causes, leur action élémentaire et leur dominance moyenne, dans une échelle de mesures où les interactions entre loci peuvent être considérées comme négligeables.

Les écarts que l'analyse permet de déceler par rapport à ce modèle sont deux de ordres :

1° Un des parents a un comportement aberrant, par toutes les F_1 qui en sont issues. Il peut apporter une population de gènes différente de la population globale, avec une dominance moyenne également différente. Il peut aussi renfermer un ou plusieurs gènes majeurs liés au caractère que l'on mesure, par une relation de pléiotropie ou de « linkage ».

2° Tel ou tel croisement peut s'écarter du schéma général. Cela

peut être dû à une interaction quelconque entre loci, que le choix de l'échelle n'aura pas suffi à faire disparaître. JINKS (1954), examinant les résultats de nombreuses séries de croisements diallèles réalisées par lui ou non, affirme que la plupart des cas de superdominance rencontrés, et peut-être tous, sont imputables à de telles interactions.

On retrouve ainsi chez les plantes autogames la notion *d'aptitude à la combinaison* (« combining ability ») générale ou spécifique, établie d'abord chez les plantes allogames (SPRAGUE et TATUM 1942).

Les analyses qui précèdent ne permettent pas en général d'expliquer les causes des écarts observés ; elles ont pour seul but de les dépister, quitte pour l'expérimentateur à reprendre les croisements en question sur les générations suivantes. Certains de ces écarts peuvent être favorables au point de vue pratique, ou au contraire révéler au sélectionneur un danger d'insuccès.

III. — INFORMATIONS TIRÉES DES MOYENNES DE F_2

Chez les lignées pures et les F_1, la variation de plante à plante exprime exclusivement la fluctuation due aux divers facteurs du milieu.

Chez les générations en disjonction s'ajoute un élément supplémentaire qui est la recombinaison des gènes. Il faut donc étudier d'une part les moyennes, mais aussi la variance entre plantes d'autre part.

A. — Analyse des moyennes de F_2

Si tous les gènes ont un effet additif, la moyenne d'une F_2 se situe à mi-chemin entre la F_1 et le parent moyen, ce qui exprime que la moitié des gènes est fixée :

$$(\overline{F}_2)_{ij} = \frac{1}{4}(\overline{P}_i + \overline{P}_j + 2\overline{F}_1) \qquad (1)$$

Cette relation (1) fournit d'ailleurs un des critères d'additivité des gènes (MATHER 1949). Et de même, pour les générations ultérieures :

$$\overline{F_n} = \frac{1}{4}(\overline{P}_i + \overline{P}_j + 2\overline{F}_{n-1}).$$

Or nous avons vu qu'on peut écrire d'après GRIFFING :

$$(\overline{F}_1)_{ij} = \frac{P_i + P_j}{2}(1 + \alpha) - \frac{\alpha}{2\,kd} P_i P_j.$$

En remplaçant F_1 par cette expression dans l'expression (1) on a :

$$(\overline{F}_2)_{ij} = \frac{P_i + P_j}{2}\left(1 + \frac{\alpha}{2}\right) - \frac{\alpha}{4\,kd} P_i P_j$$

B. — Regression à parent constant.

Donc, si l'on étudie en comparaison plusieurs croisements ayant un parent constant P_i, les moyennes des F_2, tout aussi bien que les F_1, sont rangées en progression arithmétique en fonction du parent variable P_j. Et l'ajustement de la regression observée à une droite indique si l'échelle des mesures est convenablement choisie.

Nous allons démontrer que ces regressions fournissent les mêmes informations que les F_1.

La pente de la regression est, cette fois-ci :

$$\frac{\delta(\overline{F}_2)_{ij}}{\delta P_j} = \frac{1 + \frac{\alpha}{2}}{2} - \frac{\alpha}{4kd} \cdot P_i.$$

En posant, comme précédemment (GRIFFING 1950) :

$$P_i = g_i + e_i$$
$$P_j = g_j + e_j$$
$$(F_1)_{ij} = \frac{g_i}{2} + \frac{g_j}{2} + k_{ij} + e_{ij}.$$

l'expression (1) peut s'écrire :

$$(\overline{F}_2)_{ij} = \frac{1}{4}(g_i + e_i + g_j + e_j + g_i + g_j + 2h_{ij} + 2e_{ij})$$

ou

$$(\overline{F}_2)_{ij} = \frac{g_i}{2} + \frac{g_j}{2} + \frac{h_{ij}}{2} + \left(\frac{1}{4}e_i + \frac{1}{4}e_j + \frac{1}{2}e_{ij}\right).$$

Si l'on admet comme précédemment que :

$$e_i = e_j = e_{ij} = e$$

on peut adjoindre aux estimées de variances et covariances de la page 32 les suivantes :

$$E\left\{\text{var. } (\overline{F}_2)_{ij}\right\} = \frac{1}{4}\sigma_g^2 + \frac{1}{4}\sigma_h^2 + \frac{1}{2}\rho\sigma_g\sigma_h + \frac{5}{16}\sigma_e^2$$

$$E\left\{\text{var. } (\overline{F}_r)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2}\right\} = \frac{1}{2}\sigma_g^2 + \frac{1}{2}\rho\sigma_g \cdot \sigma_h.$$

$$E\left\{\text{covar. } (\overline{F}_2)_{ij}/\rho_j\right\} = \frac{1}{2}\sigma_g^2 + \frac{1}{2}\rho.\sigma_g.\sigma_h$$

Les composantes génétiques σ_g, σ_h et σ_e sont évaluées comme précédemment en égalant les valeurs observées et les valeurs attendues de ces variances et covariances.

La regression à parent constant a pour valeur attendue

$$\beta = \frac{\frac{1}{2}\sigma_g^2 + \frac{1}{2}\rho\sigma_g' \cdot \sigma_h}{\sigma_g^2}$$

et la dominance moyenne est à nouveau estimée par la racine carrée du rapport suivant :

$$\alpha^2 = \frac{\sigma_h^2}{\sigma_g^2} = \frac{4 \times \text{var.} \left[(\overline{F}_2)_{ij} - \dfrac{P_i + P_j}{2} \right] - \dfrac{5}{4}\sigma_e^2}{\text{var. } P_j - \sigma_e^2}$$

α est significativement différent de zéro si :

$$F = \frac{4 \times \text{var.} \left[(\overline{F}_2)_{ij} - \dfrac{P_i + P_j}{2} \right]}{\dfrac{5}{4}\sigma_e^2} > F_{lim}.$$

C. — Discussion.

Le calcul précédent comme celui de GRIFFING admet que la variabilité aléatoire est la même pour les plantes P_i, P_j, F_1, F_2.

De plus, introduire une même variance résiduelle σ_e^2 pour les moyennes de parents et de descendances, (variance de l'erreur expérimentale divisée par le nombre d'observations), suppose que ce nombre est le même pour les parents et les descendances.

Or quand il s'agit de F_2, il est plus normal d'étudier un nombre de plantes bien supérieur à celui des parents, surtout si par ailleurs on doit décomposer leur variance en une part héritable et une part non héritable (page 39).

S'il y a n fois plus de plante F_2 que de plantes P_i servant à calculer l'erreur résiduelle :

$$\sigma_{e_{ij}}^2 = \frac{1}{n}\sigma_{e_i}^2.$$

Les variances suivantes ont alors pour estimées cette fois :

$$E \{ \text{var. } (\overline{F}_2)_{ij} \} = \frac{1}{4}\sigma_\xi^2 + \frac{1}{4}\sigma_h^2 + \frac{1}{2}\rho.\sigma_g\sigma_h + \frac{1}{4} \cdot \frac{4+n}{4n} \cdot \sigma_e^2$$

$$\text{et } E\left\{ \text{var. } (\overline{F}_2)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2} \right\} = \frac{1}{4}\sigma_h^2 + \frac{1}{4} \cdot \frac{4+n}{4n} \cdot \sigma_e^2$$

et l'estimée de la dominance est modifiée en conséquence :

$$\alpha^2 = \frac{\sigma_h^2}{\sigma_g^2} = \frac{4 \times \text{var.} - \left[(\overline{F}_2)_{ij} - \dfrac{P_i + P_j}{2} \right] - \dfrac{4+n}{4n}\sigma_e^2}{\text{var. } P_j - \sigma_e^2}.$$

Le même cœfficient $\frac{4+n}{4n}$ devra remplacer $\frac{5}{4}$ dans les estimées proposées par GRIFFING (page 32) si le nombre de plantes F_1 lui-même est différent du nombre de plantes parentales ($n \neq 1$).

IV. — INFORMATIONS TIRÉES DES VARIANCES DES FAMILLES EN DISJONCTION

A. — Décomposition de la variance.

Si l'on considère maintenant la variance intrinsèque d'une F_2 déterminée, on voit qu'elle comprend, outre la part de la fluctuation,

— une fraction imputable aux gènes fixés,

— une fraction héritable mais non fixable déterminée par la dominance.

On peut admettre que la part de la fluctuation à l'échelon plante individuelle E est la même que celle qui frappe les plantes P_i ou F_1.

La fraction fixable est proportionnelle à S (d_a^2). Cette somme appelée D est la somme des carrés des effets élémentaires tels que d_a pour tous les gènes en cause, dans l'expression du caractère considéré.

La fraction héritable mais non fixable est proportionnelle à S (h_a^2) appelée H, (somme des carrés des effets élémentaires de dominance tels que h_a).

On démontre sans difficulté, avec FISHER, IMMER et TEDIN que l'on a : variances des plantes F_2 :

$$\text{var. } F_2 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E_1$$

variance des moyennes de F_3 :

$$\text{var. } \overline{F_3} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + E_2$$

variance moyennes des familles F_3.

$$\overline{\text{var. } F_3} = \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + E_3$$

E_1 = fluctuation au niveau de la plante individuelle

E_2 = fluctuation au niveau de l'ensemble des plantes composant une F_3

E_3 = fluctuation au niveau des parcelles qui contiennent l'ensemble des familles F_3.

Ces termes peuvent être évalués à partir d'essais appropriés (voir chapitre V), dans lesquels figurent les générations sans disjonctions parents et F_1.

MATHER (1949) ajoute aux analyses de variances ci-dessus celles qui concernent les retrocroisements.

Par exemple :

Variance du retrocroisement sur P_i + Variance du retrocroisement sur P_j

$$= \text{var. } R_1 + \text{var. } R_2 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{2} H + 2E_1.$$

D'où WARNER (1952) déduit :

$$\text{var. } F_2 - \frac{\text{var. } R_1 + \text{Var. } R_2}{2} = \frac{1}{4} D,$$

ce qui a pour effet d'isoler la composante héritable et fixable de la variance totale.

Les covariances parents-descendants, telles que les utilisent les zootechniciens depuis GALTON, peuvent être elles-mêmes exprimées en fonction de D et H.

$$\text{covar. } F_2/F_3 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{3} H.$$

Mais il faut remarquer que, si ces covariances sont applicables au matériel végétal, la covariance F_2/F_3 ne peut pas être calculée chez les plantes annuelles, ces deux générations ne pouvant être cultivées côte à côte.

B. — Modèles géniques. Nombre de gènes.

Dans toutes les analyses qui précèdent, il ne faut jamais perdre de vue les hypothèses.

Nous avons vu par exemple que la *potence* représente une mesure de la *dominance* dans le cas où tous les gènes en cause ont une répartition isodirectionnelle.

En introduisant une hypothèse supplémentaire qui est celle de l'absence de « linkage », on peut évaluer le *nombre de gènes*.

En effet on a alors :

$$\frac{P_i - P_j}{2} = kd$$

et la mesure de D faite à partir des diverses analyses de variance ci-dessus permet d'écrire :

$$D = kd^2$$

D'où k :

$$k = \frac{\left[\frac{P_i - P_j}{2}\right]^2}{D}.$$

Des calculs plus complexes ont été proposés, notamment par PANSE (1940) pour tenter de s'affranchir de l'hypothèse de la répartition isodirectionnelle des gènes. Ils font intervenir les F_3.

Un calcul de MATHER (1949) à partir de ces mêmes F_3, permet de mettre en évidence l'existence de « linkages » et calcule l'intensité moyenne d'attraction (« coupling ») et de répulsion (« repulsion »).

On a aussi tenté de contourner l'hypothèse de l'action additive et indépendante des gènes pour rendre compte des cas d'interaction entre loci. BURDICK (1949) cité par GRIFFING (1950) propose de représenter une action multiplicative des gènes, sans passer aux logarithmes, en ajoutant un terme en $(P_i^2 + P_\xi^2)$, à l'équation qui relie la F_1 à la somme et au produit des parents (page 31).

Discussion

Remarquons une fois pour toutes que les « modèles géniques » ainsi établis ne prétendent en aucune façon représenter exactement ce qui se passe, dans le détail, mais permettent simplement de dire : tout se passe comme si...

Ils seront d'autant plus intéressants qu'ils s'approcheront davantage des mécanismes réels ; mais on ne pourra jamais tenir compte individuellement d'une multitude de gènes, indépendants ou partiellement liés, ayant chacun une dominance propre, une action phénotypique plus ou moins grande, des séries alléliques, etc...

Le modèle dont nous parlons ici est un modèle « intégré » comparable aux lois de la mécanique des fluides établies sur un infinité de molécules, dont chacune se meut au hasard. Il a, comme ces lois de mécanique, l'intérêt de permettre de prévoir et d'utiliser le phénomène dans son ensemble.

La légitimité des « modèles géniques » proposés est estimée par l'ajustement des données d'une expérimentation aux schémas théoriques. C'est ce que nous essaierons de faire dans la deuxième partie de cet exposé.

Le degré d'ajustement peut seul permettre de déceler l'intervention de facteurs subsidiaires qu'il sera intéressant de mettre à l'étude, s'ils agissent dans un sens favorable, pour en tirer partie ; au contraire, s'ils sont dangereux, on saura écarter le ou les croisements dont on ne peut rien attendre d'intéressant.

C. — L'héritabilité.

Selon les auteurs, l'héritabilité admet trois définitions :

1° *L'héritabilité au sens large* est le rapport entre la part génétique de la variance et la variance totale en F_2 (MAHMUD et KRAMER, 1951 ; GOTOH, 1953, etc...).

$$\mathcal{H}_1 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E}.$$

On la calcule pratiquement à partir de la variance des parents et de la F_2, car :

$$\mathcal{H}_1 = 1 - \frac{\text{var. parents}}{\text{var. } F_2}.$$

2° *L'héritabilité au sens étroit* (SMITH, 1950, WARNER 1952) est définie par l'expression suivante :

$$\mathcal{H}_2 = \frac{\frac{1}{2}D}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E}.$$

Cela suppose que la décomposition de la variance a été faite entre la fraction fixable et celle qui ne l'est pas.

On peut par exemple calculer $\mathcal{H}_2$ à partir des recroisements (voir page 39).

$$\mathcal{H}_2 = 2 - \frac{\text{var. } R_1 + \text{var. } R_2}{\text{var. } F_2}.$$

3° Les zootechniciens, avec Lush (1945), suivis par des généticiens travaillant sur des plantes comme Robinson, Comstock et Harvey (1949), avaient primitivement défini l'héritabilité comme la regression des descendances sur leurs parents. Par exemple entre la 2e et la 3e génération l'héritabilité serait :

$$\mathcal{H}_3 = \frac{\text{covar. } F_3/F_2}{\text{variance } F_2}.$$

D'après ce que nous avons vu page 39 cela peut s'écrire :

$$\mathcal{H}_3 = \frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{8}H}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E}.$$

Ceci montre immédiatement que les 3 définitions de l'héritabilité qui précédent ne sont pas indépendantes :

$$\mathcal{H}_3 = \frac{\mathcal{H}_1 + \mathcal{H}_2}{2}.$$

L'héritabilité a souvent été utilisée pour comparer plusieurs croisements, ou au contraire plusieurs caractères dont on ignore le comportement génétique.

Une application utile de l'héritabilité est le *taux de discrimination* qu'il est légitime de faire en F_2 lorsqu'on prétend choisir une fraction seulement des plantes.

En effet, il est possible de fractionner une F_2 en un certain nombre de classes significativement différentes les unes et les autres, ce nombre étant le rapport entre l'étendue totale de la variation en F_2 et le double de l'écart-type de l'erreur expérimentale, c'est-à-dire :

$$n = \frac{4 \times \text{écart-type de la } F_2}{2 \times \text{écart-type de l'erreur}}$$

$$n = \frac{2 \cdot \sqrt{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E}}{\sqrt{E}}$$

$$n = \frac{2}{\sqrt{1 - \mathcal{H}_1}}.$$

Le plus petit pourcentage significatif est donc :

$$\frac{1}{n} = \frac{1}{2} \cdot \sqrt{1 - \mathcal{H}_1}.$$

C'est le *taux de discrimination légitime.*

Il est bien évident que selon la sévérité dont le sélectionneur veut faire preuve, il pourra choisir une fraction des F_2 égale à ce taux ou à un multiple de ce taux. Mais il ne pourrait, sans agir de façon arbitraire, descendre à un taux inférieur : il y aurait des plantes éliminées non significativement différentes de celles qu'on garde.

Par ailleurs il faut remarquer que cette classe supérieure retenue contient encore un certain nombre de gènes hétérozygotes, d'autant plus grand d'ailleurs que la dominance est plus grande .

La confrontation du taux de discrimination et de la dominance permet donc d'estimer par avance la vitesse relative de fixation du caractère au cours des générations successives.

D. — Taux de transgressions favorables.

Par définition, sont transgressives les plantes supérieures au parent le plus élevé et les plantes inférieures au parent le plus bas.

Le *taux de transgressions favorables* en F_2 est donc le pourcentage de plantes significativement supérieures (ou inférieures) au parent le meilleur, dans le sens où le caractère est favorable.

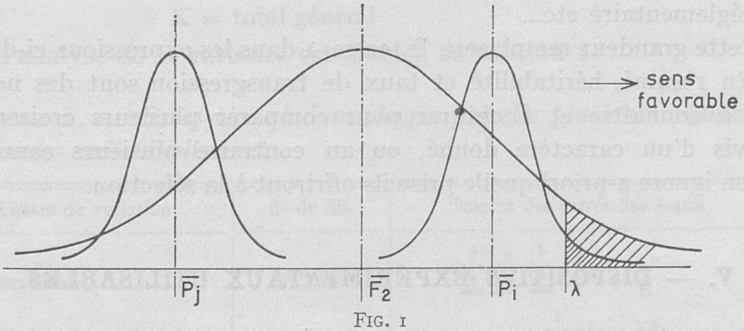


FIG. 1

La valeur limite des plantes significativement meilleures que P_i est (dans le cas où le sens favorable est du côté des valeurs plus élevées) :

$$\lambda = \overline{P}_i + 2\overline{\sigma_e}.$$

Elle sécarte de la moyenne des F_2 de

$$\lambda - \overline{F}_2.$$

et cette différence admet pour écart réduit :

$$x = \frac{\lambda - \overline{F_2}}{\sqrt{\text{var. } F_2}}.$$

Dans le cas où le sens favorable est du côté des valeurs plus faibles (hauteur de paille etc...) ;

$$\lambda = \overline{P}_i - 2\sigma_e$$

et

$$x = \frac{\overline{F}_2 - \lambda}{\sqrt{\text{var. } F_2}}.$$

Le pourcentage des plantes situées au-delà de cette limite est donné dans les tables de FISHER par l'expression :

$$1 - \Pi(x).$$

Le *taux de transgressions favorables* exprime la probabilité de tirer d'un croisement quelque chose de meilleur que les parents utilisés. Il a donc un grand intérêt en sélection.

Bien entendu, en général, il sera plus faible que le *taux légitime de sélection*, ce qui exprime qu'en F_2 il est rare de pouvoir isoler d'emblée les plantes transgressives. Mais le choix sera poursuivi aux générations ultérieures, la fraction de plantes retenues gardant toute la potentialité de transgression des gènes en recombinaison.

D'ailleurs on peut être amené à rechercher, non pas les plantes trangressives par rapport aux parents, mais d'une manière plus générale celles qui sont supérieures à une limite qu'on s'est donnée d'avance : valeur d'une variété témoin, note éliminatoire dans un système de cotation réglementaire etc...

Cette grandeur remplacera le terme λ dans les expressions ci-dessus.

En résumé, héritabilité et taux de transgression sont des notions utiles à connaître et à chiffrer pour comparer plusieurs croisements vis-à-vis d'un caractère donné, ou au contraire plusieurs caractères dont on ignore a-priori quelle prise ils offriront à la sélection.

V. — DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX UTILISABLES.

Toutes les analyses envisagées aux cours des chapitres qui précèdent supposent que l'on connaît les moyennes et les variances des familles génétiques étudiées, dans des conditions qui permettent de les comparer.

Cela exige que l'on recueille ces données dans des essais comparatifs dont le dispositif permette d'obtenir sans biais une analyse statistique.

Ce sont de tels essais, d'un type un peu spécial, qui font l'objet du présent chapitre.

A. — Premier type.

Essai-bloc où dans chaque parcelle plusieurs plantes sont mesurées individuellement.

Ce type d'essai peut être appliqué par exemple au cas d'un certain nombre de parents et de F_2 cultivés ensemble.

c	c	c	c
e	e	e	e
a	a	a	a
f	f	f	f
b	b	b	b
d	d	d	d

FIG. 2. — Schéma d'un bloc.

Posons :

b = nombre de blocs
v = « familles
k = numéro d'ordre d'une plante
k_{vb} = nombre de plantes par parcelle
k_b = « « par blocs
k_v = « « par famille
K = « « total
x_{kvb} = mesure d'une plante
x_{vb} = total des mesures d'une parcelle
x_b = « « d'un bloc
x_v = « « d'une famille
X = total général

L'analyse de la variance est donnée au tableau 1

TABLEAU I. — *Essai-bloc où dans chaque parcelle plusieurs plantes sont mesurées individuellement.*

	Causes de variation	d° de lib.	Somme des carrés des écarts	Variance
1	Variation totale..............	K — 1	$\sum^{b}\sum^{v}\sum^{k}\frac{x_{kvb}^2}{1}-\frac{X^2}{K}$	
2	Effet bloc..................... (= fluctuation au niveau bloc)	b — 1	$\sum^{b}\frac{x_b^2}{k_b}-\frac{X^2}{K}$	E_3
3	Effet famille.....................	v — 1	$\sum^{v}\frac{x_v^2}{k_v}-\frac{X^2}{K}$	
4	Interaction bloc-famille........ (= fluctuation au niveau parcelle)	$(b - 1)(v - 1)$	$\sum^{b}\sum^{v}\frac{x_{vb}^2}{k_{vb}}-\sum^{b}\frac{x_b^2}{k_b}-\sum^{v}\frac{x_v^2}{k_v}+\frac{X^2}{K}$	E_2
5	Erreur résiduelle.............. (fluctuation au niveau plante)	K — bv	1-2-3-4, ou: $\sum^{b}\sum^{v}\left\{\sum^{k}\frac{x_{kvb}^2}{1}-\frac{x_{vb}^2}{k_{vb}}\right\}$	E_1

Remarques

1° Cette analyse de variance permet de dégager trois niveaux d'action pour le milieu :

fluctuation au niveau plante = E_1

fluctuation au niveau parcelle = E_2

fluctuation au niveau bloc = E_3

On pourrait, sans compliquer beaucoup l'analyse, faire entrer en ligne de compte :

l'année

l'emplacement de l'essai, etc...

2° La variance E_2 suppose que la fluctuation entre plantes est la même d'une famille à l'autre.

On peut vérifier cette hypothèse en développant l'erreur résiduelle en autant d'éléments qu'il y a de familles.

On aurait ainsi le développement figurant au tableau II).

Ces différentes variances seront comparées entre elles par le test de BARTLETT (1934).

Si, par exemple, se décèle une relation de proportionnalité entre la moyenne et la variance des familles, il est nécessaire d'effectuer un changement de l'échelle des mesures.

Si aucun changement de l'échelle des mesures ne suffit à rendre les variances homogènes, par exemple si les parents et les F_1 ont des fluctuations internes différentes (ce qui au point de vue génétique ne serait pas surprenant (voir page 51)), on ne saurait sans précaution calculer l'essai ci-dessus dans son ensemble.

TABLEAU II

	d° de liberté	
famille 1	$b(k_{1b} - 1)$	$\sum^{b} \left\{ \sum^{k} \frac{x^2 k_{b1}}{1} - \frac{x^2_{b1}}{k_{b1}} \right\}$
famille 2	$b(k_{2b} - 1)$	$\sum^{b} \left\{ \sum^{k} \frac{x^2 k_{b2}}{1} - \frac{x^2_{b2}}{k_{b2}} \right\}$
⋮	⋮	⋮
total	$vb(k_{vb} - 1) = K - b_v$	$\sum^{b} \sum^{v} \left\{ \sum^{k} \frac{x^2 k_{vb}}{1} - \frac{x^2_{bv}}{k_{bv}} \right\}$

Il faudra alors analyser séparément la variance de chaque famille ou groupe de familles en écrivant :
variation entre plantes = variation totale — effet bloc

$$K - b = (K - 1) - (b - 1)$$

B. — Deuxième type.

Même problème mais les plantes des diverses familles sont distribuées au hasard dans les blocs.

Les notations sont les mêmes que dans le cas précédent.

L'analyse de la variance est également la même.

a	e	c	d
e	b	a	e
c	d	b	f
b	a	d	f
e	d	c	f
f	c	f	a

FIG. 3. — Schéma d'un bloc.

Mais l'interaction bloc-famille ne représente plus un niveau de fluctuation parcellaire.

Il ne reste que :

E_1 = fluctuation au niveau plantes

E_2 = fluctuation au niveau blocs

Toutefois les remarques précédentes sont encore valables.

C. — Troisième type.

Même problème, mais toutes les plantes sont distribuées au hasard.

Ce peut être le cas d'un essai en serre où chaque plante occupe un pot différent. Il y a alors intérêt à les répartir entièrement au hasard.

Le seul niveau de fluctuation est alors le niveau E_1.

D. — Quatrième type.

Essai-bloc où chaque parcelle représente la mesure des descendances d'une série de lignées parentales combinées deux à deux.

Ce type d'essai s'applique à l'étude d'un système de croisements diallèles où figurent les croisements réciproques et les parents eux-mêmes (voir page 33 l'analyse faite par JINKS et HAYMAN.)

Posons :

b = nombre de blocs

n = nombre de lignées parentales P_1

k = numéro d'ordre d'une descendance

$k_b = n^2$ = nombre de descendances (mesures par bloc)

$k_i = nb$ = nombre de mesures des descendances relatives à un parent P_i

$k_{ij} = b$ = nombre de mesures pour une descendance telle $P_i \times P_j$

$K = bn^2$ = nombre totale de mesures

x_{ijb} = mesure d'une descendance dans un bloc

x_b = total des mesures d'un bloc

x_i = total des mesures des descendances d'un parent P_i

x_{ij} = total des mesures de la descendance $P_i \times P_j$

X_{ij} = total général

L'analyse de la variance est donnée au tableau III.

Remarques

1° Cette analyse de variance permet de dégager deux niveaux d'action pour le milieu :

fluctuation au niveau parcelle = E_2

fluctuation au niveau bloc = E_3

Il ne serait pas difficile de prendre en considération pour chaque parcelle de parent ou de F_1 les mesures élémentaires des diverses plantes, afin de contrôler la fluctuation E_1.

L'analyse de la variance qui en résulte est une combinaison entre celle du tableau I et celle du tableau III.

2° Comme précédemment, l'analyse statistique suppose que la fluctuation entre plantes est comparable d'une famille à l'autre, et notamment entre parents et F_1.

Une décomposition de l'erreur résiduelle, analogue à celle de la page 46, permettra de s'en assurer. Si aucun changement de l'échelle des mesures ne rend les variances internes homogènes, il conviendra d'analyser séparément les parents et les F_1, comme il a été dit. Et l'on aura deux erreurs de type E_2.

E = fluctuation chez les parents

E' = fluctuation chez les F_1

HAYMAN (1954) propose alors une expression en E et E', pour représenter le terme aléatoire affectant les covariances et variances analysées page 34 à la place du terme unique E.

E. — Cinquième type.

Même problème, mais avec simplement $\frac{n(n-1)}{2}$ combinaisons hybrides, les parents et les combinaisons réciproques étant écartées.

Ce type d'essai a été utilisé dans le cas du maïs, par exemple, où la comparaison directe des lignées parentales avec les F_1 n'a pas de sens.

L'analyse de la variance, donnée au tableau IV, est tirée de FEDERER

TABLEAU III

Essai bloc où chaque parcelle représente la mesure des descendances d'une série de lignées parentales combinées deux à deux.

	Causes de variation	d° de lib.	Somme des carrés des écarts	Variance
1	Variation totale	$bn^2 - 1$	$\sum^{b}\sum^{pi}\sum^{pj} \frac{x_{ijb}^2}{1} - \frac{X^2}{K}$	
2	Effet bloc (fluctuation au niveau bloc)	$b - 1$	$\sum^{b} \frac{x_b^2}{k_b} - \frac{X^2}{K}$	E_3
3	Effet descendance	$n^2 - 1$	$\sum^{pi}\sum^{pj} \frac{x_{ij}^2}{k_{ij}} - \frac{X^2}{K}$	
4	Effet parent ou sa descendance	$n - 1$	$\sum^{pi} \frac{x_i^2}{k_i} - \frac{X^2}{K}$	
5	Entre descendances d'un parent	$n(n - 1)$	3-4, ou : $\sum^{pi} \left\{ \frac{x_{ij}^2}{k_{ij}} - \frac{x_i^2}{k_i} \right\}$	
6	Erreur résiduelle (fluctuation au niveau parallèle)	$(n^2 - 1)(b - 1)$	1-2-3, ou : $\sum^{b}\sum^{pi}\sum^{pj} \frac{x_{ijb}^2}{1} - \sum^{b} \frac{x_b^2}{k_b} - \sum^{pi}\sum^{pj} \frac{x_{ij}^2}{k_{ij}} + \frac{X^2}{K}$	E_2

TABLEAU IV

Essai-bloc où chaque parcelle représente l'une des $\frac{n(n-1)}{2}$ *combinaisons possibles à partir d'une série de n lignées parentales.*

	Cause de variation	d° de lib.	Somme des carrés des écarts	Variance
1	Variation totale	$\frac{bn\,(n-1)}{2}-1$	$\sum^{b}\sum^{pi}\sum^{pj}_{i\neq j}\frac{x_{i}^{2}jb}{1}-\frac{2\,X^2}{bn\,(n-1)}$	
2	Effet bloc (fluctuation au niveau bloc	$b-1$	$\sum^{b}\frac{2x^2b}{n(n-1)}-\frac{2X^2}{bn(n-1)}$	E_3
3	Effet descendance	$\frac{n\,(n-1)}{2}-1$	$\sum^{pi}\sum^{pj}_{(i\neq j)}\frac{x_{ij}^{2}}{k_{ij}}-\frac{2X^2}{bn(n-1)}$	
4	Effet parent sur sa descendance	$n-1$	$\sum^{pi}\frac{4\left(\frac{n}{2}\,x_i^2-X\right)}{bn^2(n-2)}$	
5	Entre descendance d'un parent	$\frac{n\,(n-3)}{2}$	3-4	
6	Erreur résiduelle (fluctuation au niveau parcelle)	$(b-1)\left\{\frac{n\,(n-1)}{2}-1\right\}$	$1\text{-}2\text{-}3=\sum^{b}\sum^{pi}\sum^{pj}\frac{x_{i}^{2}jb}{1}-\sum^{b}\frac{2X_b^2}{n(n-1)}\sum^{pi}\sum^{pj}\frac{x_{ij}^{2}}{k_{ij}}+\frac{2X^2}{bn(n-1)}$	E_2

(1951) avec des notations modifiées pour les rendre analogues à celles que nous avons utilisées jusqu'à présent.

La même remarque que dans le cas précédent est valable, en ce qui concerne la fluctuation des F_1, comparée à celle des parents.

Il sera intéressant justement de savoir, sur un certain nombre de caractères, étudiés chez diverses plantes autogames, si les parents et F_1 ont en général des fluctuations équivalentes ou si, au contraire, on retrouve avec une intensité moindre la même chose que pour le maïs.

L'effet d'hétérosis, très élevé dans le cas de cette espèce allogame, a entre autres conséquences de rendre les F_1 beaucoup moins sujettes aux variations du milieu que les lignées parentales. Ce phénomène a été appelé *homéostasie* (LERNER 1954).

C'est la raison pour laquelle FEDERER ne fait intervenir que les F_1 dans son analyse.

Il semble que l'effet d'hétérosis existe, bien qu'à dose moindre, chez les plantes autogames (IMMER 1941, HARRINGTON 1944, CARNAHAN 1947, WEISS, WEBER et KALTON 1947).

Cela pourrait avoir pour conséquence le plus souvent :

$$E \neq E'$$

Et l'on doit attendre :

$$E > E'$$

chez les plantes allogames où l'homéostasie s'établit dans les hétérozygotes sous l'influence de la sélection naturelle. Chez les plantes autogames au contraire, et pour des raisons inverses, on devrait observer :

$$E < E'$$

Il faut ajouter que FEDERER (1951) complète la discussion de l'analyse des variances tirée d'un essai diallèle (tableau V) par le calcul des valeurs attendues pour

— l'aptitude générale à la combinaison
(ligne 4 du tableau IV)

— l'aptitude spécifique à la combinaison (ligne 5)

Ainsi peut-on connaitre la limite de signification de ces deux phénomènes par la méthode statistique.

Rien n'empêche d'appliquer ces critères au cas d'un essai diallèle sur plantes autogames, comme base de la discussion de la page 35.

F. — Sixième type.

Essai-bloc avec plusieurs entrées d'une même famille dans chaque bloc.

Supposons que l'on veuille analyser les parents, la F_1, et la F_2 d'un même croisement. Il n'est évidemment pas possible de les calculer ensemble puisque les variances sont très différentes.

TABLEAU V. — *Essai bloc avec plusieurs entrées d'une même famille dans chaque bloc.*

	Causes de variation	d° de lib.	Somme des carrés des écarts	Variances
1	Variation totale	K — 1	$\sum^{b}\sum^{e}\sum^{k} \frac{x_{keb}^2}{1} - \frac{X^2}{K}$	
2	Effet bloc (= fluctuation au niveau bloc)	b — 1	$\sum^{b} \frac{x_b^2}{k_b} - \frac{X^2}{K}$	E_3
3	Effet entrée dans les blocs	$b\,(e - 1)$	$\sum^{b} \left\{ \sum^{e} \frac{x_{eb}^2}{k_{eb}} - \frac{x_b^2}{k_b} \right\}$	E_2
4	Erreur résiduelle (= fluctuation au niveau plante)	K — eb	1-2-3, ou : $\sum^{b}\sum^{e} \left\{ \sum^{k} \frac{x_{keb}^2}{1} - \frac{x_{eb}^2}{k_{eb}} \right\}$	E_1

TABLEAU VI. — *Même essai que celui du tableau V, mais avec plusieurs familles en comparaison.*

	Causes de variation	d° de lib.	Sommes des carrés des écarts	Variances
1	Variation totale	K — 1	$\sum^{b}\sum^{v}\sum^{e}\sum^{k} \frac{x_{kevb}^2}{1} - \frac{X^2}{K}$	
2	Effet bloc (= fluctuation au niveau bloc)	b — 1	$\sum^{b} \frac{x_b^2}{k_b} - \frac{X^2}{K}$	E_3
3	Effet famille	v — 1	$\sum^{v} \frac{x_v^2}{k_v} - \frac{X^2}{K}$	
4	Interaction bloc-famille	$(b - 1)\,(v - 1)$	$\sum^{b}\sum^{v} \frac{x_{vb}^2}{k_{vb}} - \sum^{b} \frac{x_b^2}{k_b} - \sum^{v} \frac{x_v^2}{k_v} + \frac{X^2}{K}$	E_2
5	Effet entrée pour une variété dans un bloc (= fluctuation au niveau parcelle)	$bv(e - 1)$	$\sum^{b}\sum^{v} \left(\sum^{e} \frac{x_{evb}^2}{k_{evb}} - \frac{x_{vb}^2}{k_{vb}} \right)$	
6	Erreur résiduelle (= fluctuation au niveau plante)	K — bve	1-2-3-4-5 ou : $\sum^{b}\sum^{v}\sum^{e} \left(\sum^{k} \frac{x_{kevb}^2}{1} - \frac{x_{evb}^2}{k_{evb}} \right)$	E_1

Mais il peut être utile, tout en étudiant séparément la F_2, de la faire figurer dans les mêmes blocs pour avoir un même contrôle des effets du milieu.

Il faudra alors dans chaque bloc beaucoup plus de plantes F_2 que de parents ou F_1.

On les répartira donc en plusieurs sous-parcelles appelées « entrées » par exemple :

3 entrées de P_i
3 entrées de P_j
3 entrées de $(F_1)_{ij}$
10 entrées $(F_2)_{ij}$

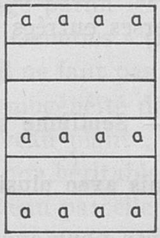


FIG. 4. — Schéma d'un bloc.

L'analyse de la variance (tab. V) dans le cas d'un parent, par exemple, est la suivante :

Posons :

b = nombre de blocs
e = nombre d'entrées
k = numéro d'ordre d'une plante
k_{eb} = nombre de plantes par entrée dans un bloc
k_b = nombre de plantes par bloc
K = nombre de plantes total
x_{keb} = mesure d'une plante
x_{eb} = total des mesures d'une entrée dans un bloc
x_b = total des mesures d'un bloc
X = total général

Remarques

1° On retrouve ici trois niveaux d'action pour l'influence du milieu :
fluctuation niveau plante = E_1
fluctuation niveau parcelle = E_2
fluctuation niveau bloc = E_3

Les fluctuations E_2 et E_3 peuvent être légitimement comparées avec celles que l'on trouve dans le cas des familles sans disjonction,

parents ou F_1, à condition qu'il y ait un nombre suffisant de plantes par parcelle.

Dans le cas contraire on remarquera qu'une partie de la variation entre plantes F_2 se retrouve dans ces termes E_2 et E_3. Ceci est dû au fait que le nombre fini de plantes F_2 d'une parcelle ne représente qu'un échantillonnage de la population infinie des F_2.

LEROY POWERS (1942) a donné une discussion intéressante de ce problème.

2° La fluctuation E_2 peut être développée en autant d'éléments qu'il y a de parcelles « entrées » avec, pour chacun, k_{eb} — 1 degrés de liberté.

Un test d'homogénéité de variances permet de juger l'échantillonnage que représente ces diverses entrées et, éventuellement, d'en supprimer.

G. — Septième type.

Même essai que ci-dessus, mais avec plusieurs familles en comparaison.

C'est le cas qui se présente pour analyser par exemple les parents et F_1 selon le modèle précédent.

a	a	a	a
b	b	b	b
a	a	a	a
c	c	c	c
b	b	b	b
c	c	c	c

FIG. 5. — Schéma d'un bloc.

Posons :

b = nombre de bloc
e = nombre d'entrée par famille
v = nombre de familles
k = numéro d'ordre d'une plante
k_{ebv} = nombre de plantes par entrée
k_{vb} = nombre de plantes par variété dans un bloc
k_b = nombre de plantes mesurées par bloc
k_v = nombre de plantes mesurées par famille
K = nombre de plantes total
x_{kevb} = mesure d'une plante
x_{ebv} = total des mesures d'une entrée
x_{vb} = total des mesures d'une variété dans un bloc

x_b = total des mesures d'un bloc
x_v = total des mesures d'une famille
X = total général

L'analyse de la variance est donnée au tableau VI.

Remarque.

Il est facile d'imaginer un essai complexe où figurent à la fois, par exemple :

les parents et F_1
la F_2
un certain échantillonnage parmi les familles F_3 prises au hasard.

MATHER, dans « Biometrical Genetics » (1949) page 135 propose un tel schéma d'essai, pour lequel il ne faut pas perdre de vue les remarques faites précédemment sur l'homogénéité des variances.

La fluctuation E_1, au niveau plante, tirée des analyses de parents et F_1, fournira la composante non héritable de la variance F_2.

La fluctuation E_1 au niveau parcelle, tirée des analyses des mêmes parents et F_3, fournira la composante non héritable de la variance des moyennes de F_1 (voir page 39).

La fluctuation E_3 au niveau bloc est applicable à la variance moyenne des familles F_2, en admettant que l'échantillonnage fait parmi ces familles (choisies sans sélection) est l'image fidèle de la population théorique infinie de ces familles.

Toutes ces analyses permettent un contrôle de l'orthogonalité des mesures à chaque échelon.

Il vaudra mieux, avant de commencer l'interprétation génétique proprement dite des données conformément aux chapitres précédents, retrancher toutes les plantes, les parcelles, ou les blocs, qui ne représentent pas un échantillonnage valable des grandeurs que l'on mesure.

CONCLUSION

Nous avons passé en revue les principaux problèmes posés par la génétique quantitative chez une plante autogame annuelle, comme le blé, en essayant de les rassembler sous une forme de synthèse.

Chemin faisant nous avons dû établir un certain nombre d'hypothèses. Et chaque fois qu'une question devait être approfondie, il a fallu en introduire de nouvelles.

Cet édifice n'a de valeur que si l'on peut montrer, par des dispositifs expérimentaux appropriés que, dans la pratique, les phénomènes obéissent, au moins en gros, à ces hypothèses.

L'une d'entre elles, sur laquelle nous n'avons pas encore insisté, et qui est peut-être la plus importante, consiste à admettre que les caractéristiques calculées sont relativement indépendantes de l'année où l'expérimentation a été faite.

Il est bien évident qu'il n'y aurait aucun sens à appliquer la mesure de la dominance, calculée d'après les F_1 ou les F_2, aux générations ultérieures, si l'on n'est pas sûr que cette mesure restera constante d'année en année, quelles que soient les conditions météorologiques. Et rien ne prouve a-priori que ce soit toujours le cas.

D'autre part nous avons dit l'importance du choix de l'échelle de mesures. Là encore rien ne peut imposer au départ une échelle plutôt qu'une autre. Ce n'est qu'en en essayant plusieurs, les plus simples d'abord, qu'on pourra fixer son choix sur la plus adéquate.

Or la transformation de toutes les données élémentaires représente par elle-même un volume de calculs trop important pour qu'on puisse songer à l'effectuer sans le secours d'un équipement mécanographique approprié. Les machines électroniques actuelles permettent par exemple une transformation logarithmique automatique.

Dès le départ, des précautions sont à prendre dans l'établissement du dispositif expérimental sur le terrain.

Il faut prévoir des répétitions assez nombreuses, et une quantité de plantes suffisante, pour chaque génération, afin de pouvoir le cas échéant, supprimer les données qui s'écartent trop d'une distribution aléatoire. Pour les générations en disjonction, il faut se souvenir du problème d'échantillonnage.

Le nombre de croisements lui-même est important, lorsqu'on doit étudier des régressions à parent constant ; on doit en effet s'attendre à trouver des croisements qui s'écarteront significativement des autres, et devront être analysés à part.

De toutes façons, il est difficile d'établir un essai global qui permette toutes les analyses envisagées dans les pages précédentes. Par exemple un essai diallèle nécessite trop de croisements pour qu'il soit pratiquement possible d'envisager autre chose que l'étude des moyennes (en F_1 ou F_2). Pour l'étude de la décomposition de variance en F_2, il faudra considérer un petit nombre de croisements, par exemple ayant un parent commun. Ou bien encore étudier côte-à-côte les parents, F_1, F_2, F_3 et retrocroisements, d'un croisement unique.

Tout dépendra d'ailleurs du but recherché, selon que l'on veut choisir parmi plusieurs géniteurs possibles, ou au contraire connaitre le comportement d'un croisement pour savoir comment le traiter.

Nous avons vu les éléments de réponse qu'on peut apporter à ces questions. Un problème toutefois reste assez flou : c'est celui de la réponse du matériel sélectionné, au cours des générations, c'est-à-dire le

« progrès génétique prévisible ». Il faut bien avouer que ce chapitre, le plus intéressant de la génétique quantitative, a été le moins développé, dans le cas des plantes. Les seuls apports de la littérature concernent essentiellement la Drosophile (MATHER, 1955). Dans le cas qui nous occupe, les méthodes usuelles de sélection généalogique rendent difficile l'analyse de cet aspect évolutif de la sélection. Il faut souhaiter que des travaux théoriques et pratiques viendront l'éclairer dans l'avenir.

En tout cas il sera utile non seulement d'analyser l'hérédité des divers caractères quantitatifs utiles, mais aussi leurs corrélations génotypiques et phénotypiques. En effet, il n'est pas rare que des liaisons interviennent, pléiotropie ou « linkages » qui favorisent ou, au contraire, entravent la recherche de familles combinant ces caractéristiques.

Enfin nous avons fait une place importante dans les pages qui précèdent aux calculs d'erreurs. Certains calculs théoriques, notamment dans la décomposition de variance des familles en disjonction, risquent de faire oublier que le degré d'imprécision des données affecte les caractéristiques génétiques qu'on en déduit d'une marge d'erreur qui peut suffire à rendre ces estimations parfaitement illusoires. Nous en verrons un cas dans la deuxième partie du présent article.

En résumé, les notions de génétique quantitative ne représentent une réalité biologique intéressante sur le plan théorique, et applicable sur le plan pratique, que si elles résistent à l'épreuve des faits.

La plupart des auteurs traitant de ces questions ont présenté des résultats expérimentaux prouvant que les hypothèses de base rendent assez bien compte des phénomènes réellement observés. Mais il y a aussi des cas où l'on aboutit à une impasse ; il est donc nécessaire de multiplier les expériences.

Celle qui fait l'objet de la deuxième partie de ce travail est une contribution nouvelle au dossier, déjà important, de la génétique quantitative.

Reçu pour publication le 1^er^ février 1961.

RÉSUMÉ

Le présent article est un essai de synthèse en partie bibliographique des notions de génétique quantitative applicables à une plante autogame.

La théorie des facteurs multiples est d'abord brièvement rappelée, ainsi que les précautions à prendre pour le choix d'une échelle de mesure adéquate.

Ensuite est exposée la méthode d'analyse basée sur les regressions des F_1 à parent constant, pour l'établissement d'un modèle génétique applicable aux croisements considérés.

Les auteurs proposent alors une extension de cette méthode au cas des F_2, dont les moyennes permettent une étude analogue à la précédente.

Le cas, le plus fréquent, où ces moyennes portent sur un nombre de plantes

plus élevé que pour les parents est alors discuté, et les formules de variances et covariances à utiliser sont exprimées en conséquence.

Il est montré que l'analyse la plus complète du modèle génétique, que l'on peut faire sur les premières générations, suppose une série de croisements où chaque parent est associé avec tous les autres.

L'étude de la décomposition de la variance des familles en disjonction est alors brièvement rappelée et discutée. Elle aboutit aux notions d'héritabilité, de taux de sélection légitime et de taux de transgressions favorables, qui sont utiles à connaître pour le sélectionneur.

Enfin cette étude est complétée par la présentation synoptique des divers types d'expérimentation nécessaires pour établir les données de base. La plupart de ces dispositifs supposent des mesures plante par plante ; la fluctuation est contrôlée à différents niveaux, et les conditions de validité de ces données peuvent être discutées par l'analyse statistique.

SUMMARY

Contribution to the study of quantitative genetics in an autogamous plant : wheat Part I. Basic principles

The present paper is an attempt, in part bibliographical, to synthetize notions of quantitative genetics applicable to an autogamous plant.

There is firstly a short conspectus of the theory of multiple factors and of the cautionary measures to be taken when choosing an adequate scale of measurement. Then, the method of analysis is described, which is based on the regressions of F_1-s with a constant parent, for the setting up of a genetic model applicable to the crosses involved.

The writers suggest that the method be extended to the case of F_2-s, the means of which enable a study similar to the foregoing to be carried out. The most frequent case, where these means correspond to a greater number of plants than the parents, is then discussed, and formulae of variances and covariances to be used are expressed accordingly.

It is shown that the most complete analysis of the genetic model that can be made on the first generations, presupposes a series of crosses where every parent is associated with all the others.

The study of the partition of variance in segregating families in then shortly re-stated and discussed. It leads to the notions of heritability, rate of legitimate selection, and rate of favourable transgressions, which are useful for the breeder to be known.

Finally, this study is completed by a synoptic presentation of the various types of experimentation necessary for the collecting of basic data. Most of these schemes involve plant-by-plant measurements ; fluctuation is controlled at different levels and the conditions of validity of these data can be discussed by means of a statistical analysis.

ZUSAMMENFASSUNG

Beitrag zum Studium der quantitativen Genetik einer Selbstbefrüchtungspflanze : der Weizen.

Erster Teil : Hauptgrundsätze.

In dieser Arbeit wird versucht eine, zum Teil bibliographische, Synthese der quantitativen Genetik einer Selbstbefruchtungspflanze darzustellen.

Die Theorie der « multiple factors » (Polygene), sowie die zu treffenden Vorsichtsmassregeln für die Wahl einer angepassten Masskala werden kurz erwähnt.

Zur Aufstellung eines, für die vorgesehenen Kreuzungen anwendbares genetischen Musters, wurde nachfolgend eine Analysen Methode (auf die Regressionen der F_1 mit konstanten Eltern basiert) dargelegt.

Weiter schlagen die Autoren eine Erweiterung dieser Methode vor, für den Fall von F_2 deren Durchschnittswerte ein ähnliches Studium erlauben. Der meist verbreitete Fall, bei welchem diese Durchschnittswerte von einer grösseren Anzahl Pflanzen als diejenigen der Eltern stammen, wird dann, mit Angabe der Varianz — und Kovarianzformeln, behandelt.

Es wird gezeigt dass die vollständigste Analyse des genetischen Musters die mit den ersten Generationen erzielt werden kann, eine Serie Kreuzungen voraussetzt, in welcher jede Eltern mit allen anderen vereinigt werden.

Das Studium der Zergliederung der Varianz der aufspaltenden Familien wird kurz erwähnt und besprochen. Dies führt zu Begriffen von Erblichkeit, legitimen Selektionswerten sowie günstigen Transgressionswerten, die für den Züchter nützlich sind.

Diese Arbeit wird endlich durch eine synoptische Darlegung der verschiedenen Versuchsmodellen, die für die Herstellung der Grundlagen der Methode notwendig sind, vervollständigt. Die Mehrzahl dieser Pläne erfordert Messungen an einzelnen Pflanzen ; die Schwankung wird an verschieden Stadien geprüft und die Gültigkeit der erhaltenen Angaben wird durch die statistische Analyse untersucht.

Р. ЭКОШАР и Ж. ЮЭТ

К изучению количественной генетики у автогамного растения: пшеницы. 1-ая часть : фондаментальные принципы.

РЕЗЮМЭ

Настоящая публикация является пробой синтеза отчасти библиографического, понятий количественной генетики прилагаемых к автогамному растению.

Напомненна, вкратце, теория многочисленных факторов, также как и необходимые предосторожности в выборе подходящей шкалы.

Затем изложен метод анализа основанный на регрессии в F_1 с одним постоянным родителем для установления генетической нормы прилагаемой к данным скрещиваниям.

Авторы предлагают распространение этого метода и на случай в F_2, чьи средние позволяют изучение сходное с предидущим.

Рассмотрен случай, наиболее частый, когда эти средние заключают количество растений превышающее таковое родителей и выраженны формулы варианций и ко-варианций подлежащих употреблению для этого случая.

Показанно, что наиболее полный анализ генетической нормы, который можно произвести на перьых генерациях, предполагает серию скрещиваний где каждый родитель находится в ассоциации со всеми другими.

Напоминается и разсматривается изучение разложения варианций семейсть в расщеплений. Она ведет к понятиям способности наследствия, процентного отношения легитимной селекции и процентного отношения благоприятной трансгрессии, знание которых полезно для селекционера.

Наконец, это изучение пополненно синоптическим представлением различных типов экспериментации необходимой для установления основных данных. Большая часть этих расположений предполагает измерения каждого растения; изменчивость проверяется на разных уровнях и условия значительности этих данных могут быть разсмотренны статистическим анализом.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, 11 (1), 61-98

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA GÉNÉTIQUE QUANTITATIVE CHEZ UNE PLANTE AUTOGAME : LE BLÉ

DEUXIEME PARTIE

APPLICATION EXPERIMENTALE

PAR

J. HUET et R. ÉCOCHARD

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes.
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction

A. — Matériel et méthodes
B. — Dispositif expérimental

I. — Contrôles préliminaires

A. — Bien-fondé de l'échelle des mesures
1° Indépendante entre génotype et action du milieu
2° Additivité des effets géniques
B. — Homogénéité des effets du milieu

II. — Informations tirées des F_1

A. — Précocité
B. — Hauteur
C. — Poids de 2 épis

III. — Informations tirées des moyennes de F_2

A. — Précocité
B. — Hauteur
C. — Poids de 2 épis

IV. — Informations tirées des variances des familles en disjonction

A. — Décomposition de la variance
1° Précocité
2° Hauteur
3° Poids de 2 épis
4° Discussion

B. — Modèle génique — Nombre de gènes
C. — L'héritabilité
D. — Taux de transgression favorable

V. — Etude des corrélations en F_2

VI. — Discussion générale et conclusion

Références bibliographiques

INTRODUCTION

A. — Matériel et méthodes

Dans l'essai relaté ici, en application des principes étudiés dans l'article qui précède, figuraient les F_1 et F_2 de *six croisements ayant un parent commun.*

Les lignées impliquées étaient :

p (parent commun) = *N* 293-1-6 (1). Cet hybride, réalisé à Versailles, est intéressant en sélection ; mais, pratiquement fixé, il manque encore de certaines qualités agronomiques.

a = *B.* 17 (2) hybride de Versailles, apparenté au précédent ; il joint une résistance complète envers *Puccinia graminis* à une bonne productivité.

b = *Lontoï*, variété de printemps, d'origine douteuse, de type « ferrugineum » : résistant à *Erysiphe graminis.*

c = *Prima*, variété cultivée en Belgique, et

d = *Olympia*, variété finlandaise, type « *albo-rubrum* », toutes deux résistantes au froid et peu sensibles à *Cercosporella herpotrichoides.*

e = *Purplestraw*, ancienne variété américaine, résistante à *Septoria nodorum.*

f = *Halle* 467-44, hybride allemand résistant au froid.

Les lignées *a, b, c, d, e, f,* ont été utilisées dans le programme de sélection en vue d'introduire chez *N* 293-1-6 l'une ou l'autre de leurs caractéristiques de résistance.

L'objet des recherches présentées ici était de savoir comment se transmettraient certains caractères quantitatifs dans ces croisements, à savoir :

la précocité de floraison.

la hauteur de paille, qui conditionne la résistance à la verse,

le poids de deux plus beaux épis de la plante, non battus, représentant bien l'aptitude à la productivité.

(1) *N* 293-1-6 = *(Hybride* 80-3 × *Étoile de Choisy)* en F_5.
(2) *B.* 17 = (68-2 × *Yga*) 157-14 × (*Hyb.* 90-2 × *Et. de Choisy*) 1-7 en F_7.

Ces caractères doivent atteindre un niveau suffisant pour qu'une descendance puisse être retenue : il s'agissait donc d'estimer à l'avance les chances d'obtenir des descendances productives, précoces et de taille basse, à partir de ces croisements, dont un des parents au moins, n'ayant été choisi que pour une aptitude sanitaire déterminée, risquait d'entraîner quelque insuffisance sur le plan cultural.

Les générations, mises en essai simultanément étaient :

les 7 parents : *a, b, c, d, e, f,* et *p*.

les 6 F_1 : *ap, bp, cp, dp, ep, fp*.

les 6 F_2 : AP, BP, CP, DP, EP, FP.

les 2 rétrocroisements relatifs au croisement $f \times p$, c'est-à-dire :

$$fpp = (fp) \times p$$

et

$$ffp = (fp) \times f$$

B. — Dispositif expérimental

L'unité mesurée est la *plante individuelle*.

Toutes les plantes ont été semées en pots en novembre 1957, à Versailles, avec un excès de chaque famille pour compenser les manquants.

Les pots ont passé l'hiver sous châssis, selon le plan exact que l'essai devait avoir en végétation.

Le repiquage a été effectué en mars, dans de bonnes conditions ; il n'y avait qu'un nombre négligeable de manquants à la récolte.

L'essai comportait 24 répétitions de 104 plantes chacune, distantes de 15 × 25 cm.

Ces 104 plantes étaient distribuées ainsi :

1 plante de *a, b, c, d, e, ap, bp, cp, dp, ep,* et 14 plantes de chaque F_2, réparties au hasard dans les parcelles,

2 plantes de *f, p, fp, ffp,* et *fpp*, à raison d'une plante par demi-parcelle.

Ainsi pouvait-on analyser séparément deux essais :

un essai à 24 répétitions comprenant les parents F_1 et F_2 de tous les croisements.

un essai à 48 répétitions avec, pour le croisement $f \times p$ seulement, les parents, F_1, F_2 et rétrocroisements.

Il ne s'agissait pas, bien entendu, de calculer ces essais dans leur ensemble selon la méthode des « blocs au hasard » ; en effet les familles n'ont pas la même variance interne, selon qu'elles sont génétiquement homogènes ou non.

Mais la disposition avec répétitions, comme il est indiqué ici, permet un contrôle de l'action du milieu qui n'est entaché d'aucun biais.

Les conditions de végétation ont été satisfaisantes. Notons seulement

une légère inclinaison des tiges en fin de végétation et quelques attaques de *Puccinia glumarum* et de *Septoria nodorum,* qui ne semblent pas avoir influencé visiblement la végétation.

Il y a eu quelques plantes manquantes à la récolte. De plus des accidents matériels (erreurs de manipulations ou dégats de souris) nous ont obligé à écarter certaines mesures. Au total, l'ensemble des données utilisables est diminué d'environ 5 p. 100 par rapport au nombre prévu. Les degrés de liberté qui figurent dans les relevés tiennent compte de ces manques.

Les mesures ont été effectuées plante par plante, de la façon suivante :

Précocité : déterminée par la date de floraison. Tous les deux jours ont été repérées les plantes nouvellement fleuries. Dans les calculs figure le nombre de jours écoulés à partir du 1er juin 1958 (la mesure est ainsi plutôt celle de la « tardivité »).

Hauteur : mesurée sur pied, au moment de la récolte. La grandeur utilisée est exprimée en double-centimètres au-dessus de 0,60 m.

Poids des deux plus beaux épis, choisis à l'œil : mesuré au laboratoire après la récolte et exprimé en centigrammes.

I. — CONTROLES PRÉLIMINAIRES

A. — Bien-fondé de l'échelle des mesures

Nous avons parlé de l'importance de cette notion dans l'article précédent (première partie, page 64).

Une échelle de mesures est légitime, si l'action des gènes conditionnant un caractère s'y manifeste de façon *additive et indépendante.*

Si tel est le cas, il y a indépendance entre le génotype et l'action du milieu, celui-ci agissant de façon homogène.

1° *Indépendance entre le génotype et l'action du milieu.*

Nous allons donc chercher à savoir d'abord si la variation aléatoire est la même tout au long de l'échelle des mesures. En d'autres termes, pour les générations génétiquement homogènes, parents et F_1, il ne doit y avoir aucune corrélation entre les moyennes et les variances qui affectent ces moyennes.

Le tableau 1 établit clairement cette indépendance, en utilisant les grandeurs naturelles.

TABLEAU I. — *Moyennes et variances des parents et F_1.*

	Précocité			Hauteur			Poids de 2 épis	
	Moyenne	Variance		Moyenne	Variance		Moyenne	Variance
bp	7,25	0,8261	*p*	21,13 (21,71)	5,1574 (5,1046)	*e*	343,3	4 859
p	7,08 (7,29)	1,9130 (3,0638)	*ap*	27,46	7,7391	*p*	389,4 (399,0)	4 710 (6 845)
ep	8,16	4,8261	*c*	27,96	7,5217	*b*	399,6	5 710
e	8,75	4,3043	*a*	29,33	3,2608	*d*	442,4	9 612
ap	9,00	3,2173	*cp*	29,46	11,9130	*ep*	513,8	12 120
cp	10,58	10,7826	*fp*	26,46 (29,47)	7,4330 (9,696)	*bp*	523,0	6 424
fp	12,91 (12,79)	3,6522 (4,1276)	*f*	31,29 (31,21)	7,2591 (8,6494)	*f*	523,4 (505,2)	37 027 (17 804)
b	13,00	4,8695	*ep*	35,00	12,3478	*cp*	557,1	9 826
dp	13,50	2,5217	*bp*	35.21	11,2174	*c*	574,1	24 258
a	15,33	3,2173	*e*	39,37	9,8261	*ap*	585,9	6 746
c	16,25	3,1739	*dp*	41,37	4,4347	*fp*	605,8 (586,3)	4 873 (16 792)
f	20,33 (20,50)	2,3043 (2,9787)	*b*	43,08	12,7826	*dp*	594,4	9 238
d	20,75	10,2170	*d*	54,29	10,3913	*a*	648,2	8 391

Les moyennes sont rangées par ordre croissant. Pour *p*, *f* et *fp* le chiffre indiqué entre parenthèses est établi avec 47 degrés de liberté. Toutes les autres valeurs sont établies avec 23 degrés de liberté (voir texte).

2° *Additivité des effets géniques.*

C'est un deuxième contrôle de la légitimité de l'échelle utilisée. Le test utilisé est dû à MATHER (1949). Il repose sur la comparaison entre les moyennes des parents, F_1, F_2 et retrocroisements.

Si les gènes ont des effets additifs et indépendants, on doit avoir :

$$\overline{R}_1 = \frac{1}{2}(\overline{P}_1 + \overline{F}_1)$$

$$\overline{R}_2 = \frac{1}{2}(\overline{P}_2 + \overline{F}_1)$$

$$\overline{F}_2 = \frac{1}{4}(\overline{P}_1 + \overline{P}_2 + 2\overline{F}_1)$$

Il suffit donc d'éprouver la signification de l'écart, par rapport à zéro, des expressions suivantes :

$$A = 2\overline{R}_1 - \overline{P}_1 - \overline{F}_1$$

$$B = 2\overline{R}_2 - \overline{P}_2 - \overline{F}_1$$

$$C = 4\overline{F}_2 - 2\overline{F}_1 - \overline{P}_1 - \overline{P}_2$$

Le croisement *N* 293-1-6 × *Halle* 467-44 fournit tous les éléments de calcul.

En prenant les grandeurs naturelles, mesurées arithmétiquement, les critères A, B, et C ont les valeurs suivantes : (tableau II)

TABLEAU II

	Précocité			Hauteur			Poids de 2 épis		
	Moy.	Ecart-type	t	Moy.	Ecart-type	t	Moy.	Ecart-type	t
A	— 1,29	0,92	1,40	— 1,08	1,40	0,77	— 2,36	4,76	0,49
B	+ 0,92	0,98	0,94	+ 0,42	1,29	0,33	— 4,32	16,42	0,26
C	— 1,61	1,02	1,58	+ 0,18	1,81	0,10	— 12,64	32,87	0,38

$t_{\text{lim.}}$ = 2,02 pour 47 d° lib.

Aucun de ces critères A, B et C, pour chacun des trois caractères, ne s'écarte significativement de zéro. Le test n'indique pas la nécessité de transformer l'échelle des mesures.

Ce résultat doit pouvoir être extrapolé aux autres croisements.

En conclusion, nous avons utilisé, au cours de ce travail, les *grandeurs arithmétiques naturelles.*

B. — Homogénéité des effets du milieu

Après avoir défini l'échelle adéquate dans laquelle seront effectués les calculs, il convient de s'assurer que la détermination des moyennes et des variances aléatoires, par les méthodes statistiques habituelles, ne dissimule aucun biais.

Tout d'abord, un essai-bloc peut-être calculé pour chaque caractère mesuré, en utilisant les parents et les F_1, à condition que leurs variances intrinsèques soient les mêmes (voir première partie, page 51). Les variances figurent dans la deuxième colonne du tableau 1.

En comparant la variance moyenne des 6 parents et des 7 F_1, on trouve :

F = 1,04 pour la précocité,
F = 1,16 pour la hauteur,
F = 1,11 pour le poids de 2 épis.

(la valeur limite de ce rapport F figure dans les tables de SNEDECOR pour :

$n = 24 \times 6 = 144$
$n' = 24 \times 7 = 168$: $F_{\text{lim}} >$ 1,26 au seuil 5 p. 100)

Aucune de ces valeurs de F_1 n'est significative : *il est légitime d'analyser ensemble parent et F_1.*

D'autre part, parmi les divers parents et F_1 la population des variances est à peu près homogène : les deux seules exceptions visibles concernent le poids de 2 épis dans les lignées *c* et *f*. Pour *f* au moins, une seule mesure, anormalement faible, en est responsable : en la retranchant la variance passe de 37 027 à 20 326.

La variance-bloc est légèrement significative pour la hauteur et le poids de 2 épis ; elle ne diffère pas de la variance résiduelle pour le tallage-herbacé et la précocité de floraison. (Le tallage-herbacé n'est considéré ici que pour contrôler l'homogénéité de la reprise au repiquage).

Dans tous les cas, le rapport $F = \frac{\text{variance famille}}{\text{variance bloc}}$ est très élevé.

Tallage herbacé	$F = 6{,}7$	(F_{lim} à 1 p. 100 = 3,07)
Précocité	$F = 142$	(*id.*)
Hauteur	$F = 99$	(*id.*)
Poids de 2 épis	$F = 10{,}1$	(F_{lim} à 1 p. 100 = 3,29)

Il semble finalement légitime d'effectuer la *détermination d'une erreur résiduelle* σ^2_e, *par l'analyse d'un essai bloc à 24 répétitions*, comprenant les parents et les F_1 (20 répétitions pour le poids de 2 épis, à cause des données manquantes).

Cette erreur résiduelle σ^2_e servira à définir l'effet du milieu : au tableau III figure la fluctuation à 3 niveaux :

plantes individuelles,

moyennes des parents ou des F_1,

moyennes des F_2.

TABLEAU III

Erreurs aléatoires.

	Précocité	Hauteur	Poids de 2 épis
Variance due au milieu sur une plante σ^2_e	4,45642	7,75362	8 653,89
Variance due au milieu sur les moyennes P_1 et F_1	0,18567 (24 pl.)	0,32306 (24 pl.)	432,69 (20 pl.)
Part de la variance imputable au milieu sur les moyennes F_2	0,01334 (334 pl.)	0,02329 (333 pl.)	26,79 (323 pl.)

II. — INFORMATIONS TIRÉES DES F_1

La première analyse qui va suivre concerne la valeur respective des F_1 par rapport à leurs parents.

Le tableau IV indique ces valeurs, pour chacun des trois caractères

TABLEAU IV

Étude des regressions F_1 sur parent variable.

Parents	Précocité				Hauteur				Poids de 2 épis			
	P_j	$(F_1)_{ij}$	$\frac{P_i + P_j}{2}$	$F_1 - \frac{P_i + P_j}{2}$	P_j	$(F_1)_{ij}$	$\frac{P_i + P_j}{2}$	$F_1 - \frac{P_i + P_j}{2}$	P_j	$(F_1)_{ij}$	$\frac{P_i + P_j}{2}$	$F_1 - \frac{P_i + P_j}{2}$
(80 x Ch) 293-1-6 *p*	(7,29)				(21,71)				(399,0)			
B. 17 *a*	15,33	9,00	11,31	— 2,31	29,33	27,46	25,52	+ 1,94	648,1	585,9	523,6	+ 62,3
Lontoï *b*	13,00	7,25	10,15	— 2,90	43,08	35,21	32,40	+ 2,81	399,6	523,0	399,3	+ 123,7
Prima *c*	16,25	10,58	11,77	— 1,19	27,96	29,46	24,84	+ 4,62	574,1	557,1	487,1	+ 70,0
Olympia *d*	20,75	13,50	14,02	— 0,52	54,29	41,37	38,00	+ 3,37	(442,4)	(594,4)	(420,7)	(+ 173,7)
Purplestraw *e*	(8,75)	(8,16)	(8,02)	(+ 0,14)	39,37	35,00	30,54	+ 4,46	343,3	513,8	371,2	+ 142,6
Halle 467-44 *f*	20,50	12,79	13,90	— 1,11	31,21	29,47	26,46	+ 3,01	505,2	586,3	452,1	+ 134,2
Total	85,83	53,12	61,15	— 8,03	225,24	197,97	177,78	+ 20,21	2 470,4	2 766,1	2 233,3	+ 532,8
Moyenne	17,17	10,62			37,54	32,96			494,1	553,2		

Cause de variation	Précocité S.C.E,	Précocité Variance	Hauteur S.C.E.	Hauteur Variance	Poids S.C.E.	Poids Variance
P_j	45,5262	11,3816	513,8524	102,7705	61 940,91	15 485,23
$(F_1)_{ij}$	26,9862	6,7466	134,6250	26,9250	4 644,51	1 161,13
$(F_1)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2}$	3,7686	0,9422	5,2387	1,0477	5 652,22	1 413,09
Cov. F_1/P_j	34,6071	+ 8,6518	257,8434	+ 51,5687	14 513,91	+ 3 628,48

étudiés. On y a fait figurer également le « parent moyen » pour chaque croisement, c'est-à-dire $\frac{Pi + Pj}{2}$, ainsi que la différence $F_1 - \frac{Pi + Pj}{2}$.

Dans les trois cas, on voit que les F_1 sont *nettement alignées le long d'une droite* en fonction du parent variable (figures 1, 2 et 3) sauf pour un croisement, en ce qui concerne la précocité, et un autre croisement pour le poids de 2 épis.

Il semble donc bien, à part ces deux cas, que *l'hypothèse polygénique se trouve confirmée.*

A. — Précocité

1° *Analyse de la régression.* En supprimant le croisement *N 293-1-6* × *Purplestraw,* le cœfficient de régression F_1 sur parent variable est :

$$b = \frac{8{,}6518}{11{,}3616} = 0{,}7602$$

et l'analyse de la régression montre qu'elle est nettement significative (tableau V)

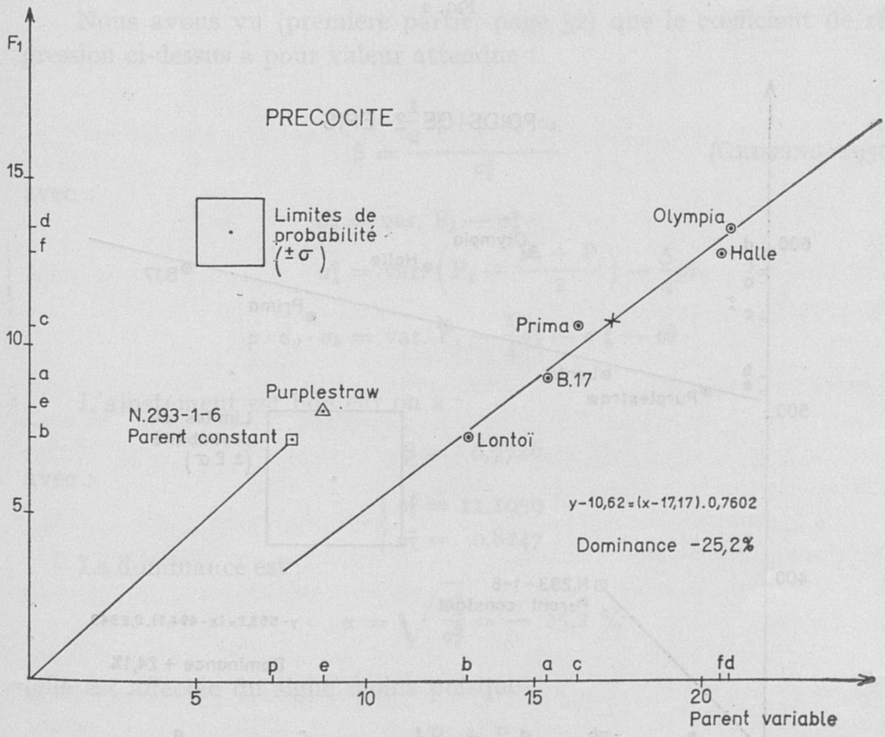


FIG. 1

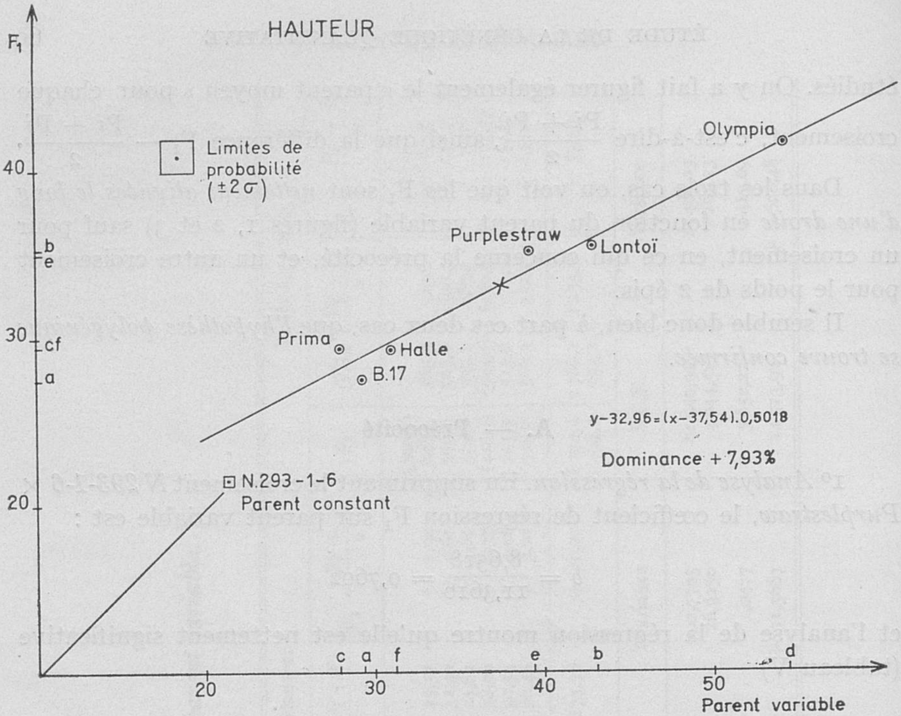

HAUTEUR
F1
Limites de
probabilité
(±2σ)
Olympia
Purplestraw
Lontoï
Prima
Halle
B.17
y−32,96=(x−37,54).0,5018
Dominance +7,93%
N.293-1-6
Parent constant
40
30
20
b
e
cf
a
c a f e b d
20 30 40 50
Parent variable

FIG. 2

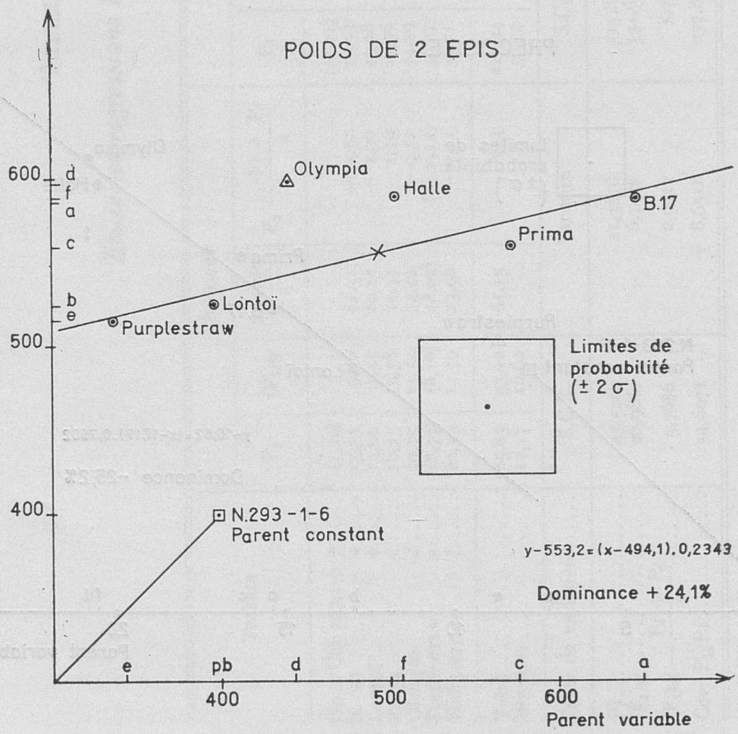

POIDS DE 2 EPIS
Olympia
Halle
B.17
Prima
Lontoï
Purplestraw
Limites de
probabilité
(± 2 σ)
N.293-1-6
Parent constant
y−553,2=(x−494,1).0,2343
Dominance +24,1%
600
500
400
d
f
a
c
b
e
e pb d f c a
400 500 600
Parent variable

FIG. 3.

TABLEAU V

	d° de lib.	Somme des carrés des écarts	Variances
Regression	1	$\frac{(34{,}6071)^2}{45{,}5262} = 26{,}3069$	26,3069
Deviation............	3	0,6793	0,2264
Variation totale......	4	26,9862	

$$F = \frac{26{,}3069}{0{,}2264} = 116 \text{ (F}_{\text{lim.}} \text{ au seuil 1 p. 100} = 34{,}1)$$

La déviation par rapport à la regression peut être imputée uniquement à la fluctuation, car leurs variances respectives sont identiques.

$$F = \frac{0{,}2264}{0{,}1857} = 1{,}22 \text{ (F}_{\text{lim.}} \text{ au seuil 5 p. 100} = 3{,}01)$$

Le croisement avec *Purplestraw,* par contre, s'écarte significativement de la régression. Pour l'expliquer il faudra faire intervenir autre chose que l'action additive des polygènes.

2° *Estimation des caractéristiques génétiques.*

Nous avons vu (première partie, page 32) que le cœfficient de régression ci-dessus a pour valeur attendue :

$$\beta = \frac{\frac{1}{2}\sigma_g^2 + \rho \cdot \sigma_g \cdot \sigma_h}{\sigma_g^2} \qquad \text{(GRIFFING, 1950)}$$

avec :

$$\sigma_g^2 = \text{var. } P_j - \sigma_e^2$$

$$\sigma_h^2 = \text{var.}\left(F_1 - \frac{P_i + P_j}{2}\right) - \frac{5}{4}\sigma_e^2$$

$$\rho \cdot \sigma_g \cdot \sigma_h = \text{var. } F_1 - \frac{1}{4}\sigma_g^2 - \sigma_h^2 - \sigma_e^2$$

L'ajustement est bon car on a :

$$\beta = 0{,}7726$$

avec :

$$\begin{cases} \sigma_g^2 = 11{,}1959 \\ \sigma_h^2 = 0{,}8247 \end{cases}$$

La dominance est :

$$\alpha = \sqrt{\frac{\sigma_h^2}{\sigma_g^2}} = -\ 25{,}2\ \%$$

(elle est affectée du signe moins puisque

$$F_1 - \frac{P_i + P_j}{2} < 0)$$

Le test de signification indique que :

$$F_\alpha = \frac{0{,}9422}{0{,}2321}$$
$$= 4{,}06$$

La dominance est probante au seuil de 5 p. 100, et presque au seuil de 1 p. 100 ($F_{lim.} = 4{,}26$)

Il y a donc en moyenne, pour les croisements envisagés ici, *une dominance de la date de floraison dans le sens des plus grandes précocités.*

B. — Hauteur

Des calculs analogues aboutissent aux résultats suivants :

Toutes les F_2 sont proportionnelles au parent variable, avec une régression de pente :

$$b = 0{,}5018$$

cette regression, dont la valeur attendue est :

$$\beta = 0{,}5013$$

est hautement significative, et exprime que les croisements sans exception obéissent à l'hypothèse polygénique pour ce caractère comme pour le précédent.

La dominance moyenne qui affecte les gènes en jeu est :

$$\alpha = + 7{,}93 \%$$

elle n'est pas tout à fait significative au seuil de 5 p. 100 ($F = 2{,}59$, $F_{lim.} = 2{,}66$)

C. — Poids de deux épis

Pour le poids des deux plus beaux épis on trouve une regression significative de pente :

$$b = 0{,}2343$$

(valeur attendue $\beta = 0{,}2404$)

à condition de retrancher des calculs le croisement *N* 293-1-6 × *Olympia* dont la F_1 s'écarte significativement dans le sens positif de sa valeur attendue selon le schéma polygénique.

La dominance moyenne pour les autres croisements est alors $\alpha = + 24{,}1$ %, c'est-à-dire positive, mais à peine significative, au seuil de 5 p. 100 ($F = 2{,}61$, $F_{lim.} = 2{,}90$) à cause de l'imprécision relativement plus grande des données.

En résumé, pour la grande majorité des croisements que nous avons étudiés, la précocité, la hauteur de paille et le poids de l'épi nous apparaissent commandés par des facteurs quantitatifs d'allure polygénique, dont l'action est additive dans l'échelle arithmétique naturelle.

TABLEAU VI

Étude des régressions F_2 sur parent variable.

	Précocité				Hauteur				Poids de 2 épis			
	P_j	$(\bar{F}_2)_{ij}$	$\frac{P_i + P_j}{2}$	$(\bar{F}_2) - \frac{P_i + P_j}{2}$	P_j	$(\bar{F}_2)_{ij}$	$\frac{P_i + P_j}{2}$	$(\bar{F}_2) - \frac{P_i + P_j}{2}$	P_j	$(\bar{F}_2)_{ij}$	$\frac{P_i + P_j}{2}$	$(\bar{F}_2) - \frac{P_i + P_j}{2}$
(80 × Choisy) 293-1-6 *p* . .	(7,29)				(21,71)				(399,0)			
B. 17 *a* . .	15,33	10,20	11,31	— 1,11	29,33	26,54	25,52	+ 1,02	648,2	535,7	513,6	+ 12,1
Lontoï *b* . .	13,00	9,54	10,15	— 0,61	43,08	33,27	32,40	+ 0,87	399,6	420,1	399,3	+ 20,8
Prima *c* . .	16,25	11,35	11,77	— 0,42	27,96	26,95	24,84	+ 2,11	574,1	521,3	487,1	+ 34,2
Olympia *d* . .	20,75	14,10	14,02	+ 0,08	54,29	37,12	38,00	— 0,88	(442,4)	(516,7)	(420,7)	(+ 96,0)
Purplestraw *e* . .	(8,75)	(9,27)	(8,02)	(+ 1,25)	39,37	30,41	30,54	— 0,13	343,3	388,9	371,2	+ 17,7
Halle 467-44 *f* . .	20,50	12,94	13,90	— 0,96	31,21	28,01	26,46	+ 1,55	505,2	516,1	452,1	+ 64,0
Total	85,83	58,13	61,15	— 3,02	225,24	182,30		+ 4,54	2470,4	2382,1	2235,3	+ 148,8
Moyenne	17,17	11,63			37,54	30,38			494,1	476,4		

Causes de variation	Précocité S. C. E.	Précocité Variance	Hauteur S. C. E.	Hauteur Variance	Poids de 2 épis S. C. E.	Poids de 2 épis Variance
P_j .	45,5262	11,3816	513,8524	102,7705	61 940,91	15 485,23
$(\bar{F}_2)_{ij}$	14,3083	3,5771	85,9079	17,1816	17 934,53	4 483,63
$(\bar{F}_2)_{ij} - \frac{P_i + P_j}{2}$	0,8845	0,2211	6,0079	1,2016	1 729,69	432,4225
Cov. F_2/P_j	24,8089	+ 6,2022	208,3684	+ 41,6737	31,686,15	+ 7 921,54

En dehors de ce résultat, la dominance est le seul élément génétique que l'on puisse déduire de l'analyse des F_1 dans les conditions de l'essai.

III. — INFORMATIONS TIRÉES DES MOYENNES DE F_2

Les mêmes calculs ont été faits avec les moyennes de F_2.

On trouvera au tableau VI les valeurs moyennes des parents et des F_2 pour la précocité, la hauteur et le poids des 2 plus beaux épis.

On constate que, pour ces trois caractères, les moyennes des F_2 sont, comme les F_1, *liées au parent variable par une relation de proportionnalité.*

Les droites ont une pente un peu diffèrentes (fig. 4, 5, et 6) de celles qu'on trouvait pour les F_1.

Et là aussi, il y a *deux croisements qui s'écartent de la régression* ; ce sont *les mêmes* que dans le cas des F_1, à savoir :

N 293-1-6 × *Purplestraw* pour la précocité

N 293-1-6 × *Olympia* pour le poids de deux épis.

Cette concordance doit être soulignée et justifie les hypothèses que nous avons faites.

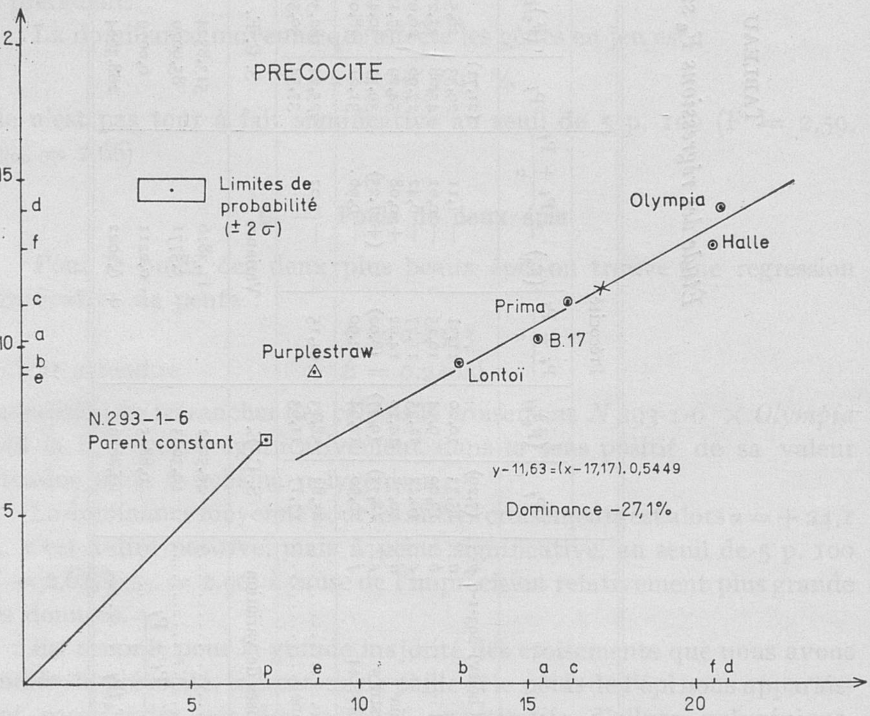


FIG. 4.

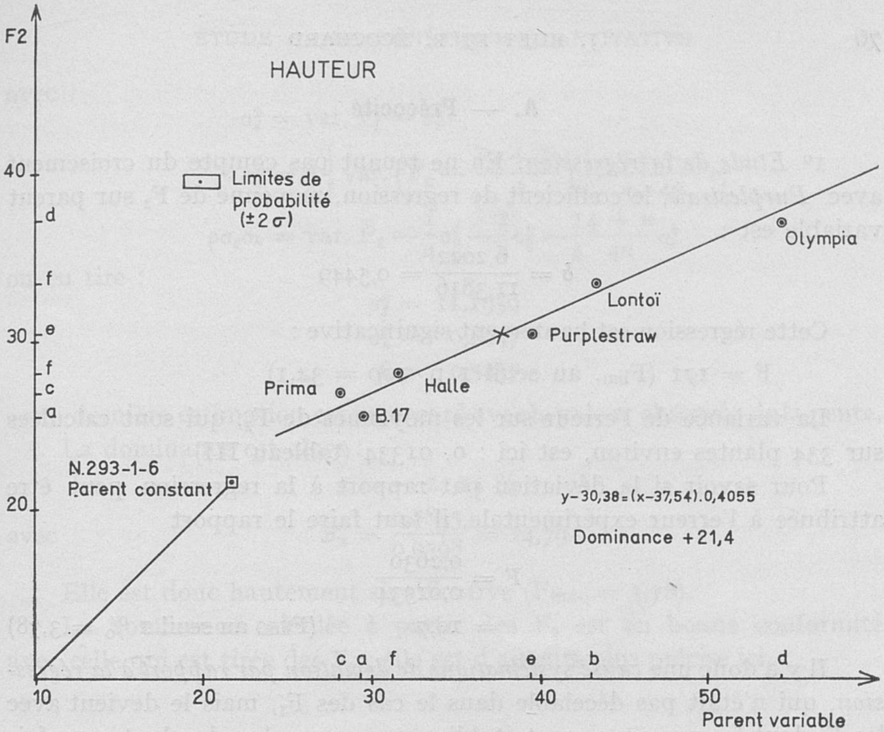

F2
HAUTEUR
Limites de probabilité (±2 σ)
Olympia
Lontoï
Purplestraw
Halle
Prima
B.17
N.293-1-6
Parent constant
y-30,38=(x-37,54).0,4055
Dominance +21,4
Parent variable
10
20
30
40
50

FIG. 5.

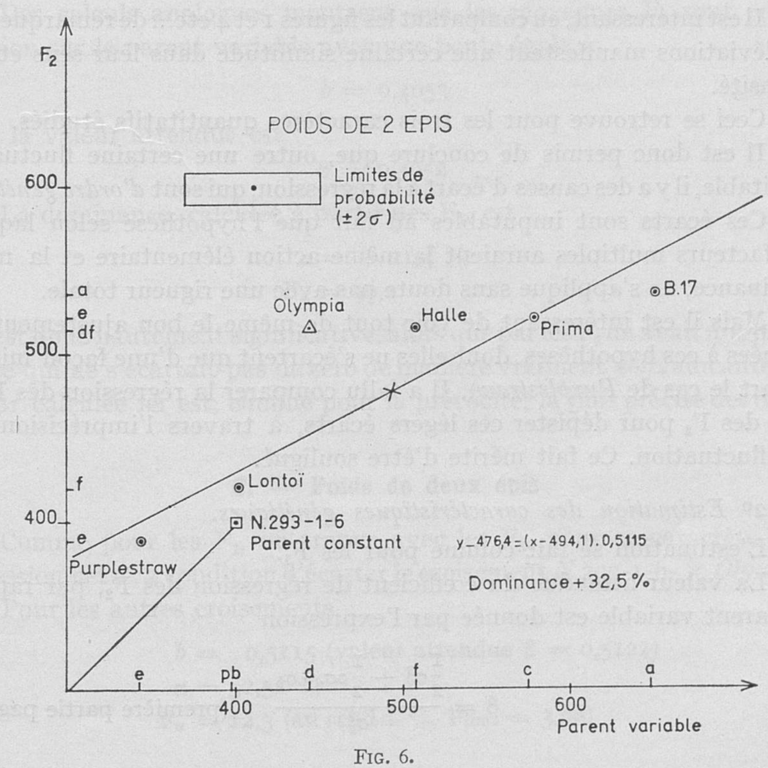

F2
POIDS DE 2 EPIS
Limites de probabilité (±2σ)
600
500
400
B.17
Olympia
Halle
Prima
Lontoï
N.293-1-6
Parent constant
Purplestraw
y_476,4=(x-494,1).0,5115
Dominance + 32,5 %
Parent variable

FIG. 6.

A. — Précocité

1° *Etude de la régression.* En ne tenant pas compte du croisement avec *Purplestraw,* le cœfficient de regression, moyenne de F_2 sur parent variable est :

$$b = \frac{6{,}2022}{11{,}3816} = 0{,}5449$$

Cette régression est hautement significative :

$$F = 171 \quad (F_{\text{lim.}} \text{ au seuil } 1 \text{ p. } 100 = 34{,}1)$$

La variance de l'erreur sur les moyennes de F_2, qui sont calculées sur 334 plantes environ, est ici : 0, 01334 (tableau III)

Pour savoir si la déviation par rapport à la regression peut être attribuée à l'erreur expérimentale, il faut faire le rapport

$$F = \frac{0{,}2630}{0{,}01334}$$
$$= 19{,}7 \qquad (F_{\text{lim.}} \text{ au seuil } 1\ \% = 3{,}78)$$

Il y a donc une *cause systématique de déviation par rapport à la régression,* qui n'était pas décelable dans le cas des F_1, mais le devient avec les F_2 dont les moyennes sont établies sur un nombre de plantes 14 fois plus élevé.

Il est intéressant, en comparant les figures 1 et 4 etc... de remarquer que les déviations manifestent une certaine similitude dans leur sens et leur intensité.

Ceci se retrouve pour les trois caractères quantitatifs étudiés.

Il est donc permis de conclure que, outre une certaine fluctuation inévitable, il y a des causes d'écart à la régression, qui sont *d'ordre génétique.*

Ces écarts sont imputables au fait que l'hypothèse selon laquelle des facteurs multiples auraient la même action élémentaire et la même dominance, ne s'applique sans doute pas avec une rigueur totale.

Mais il est intéressant de voir tout de même le bon ajustement des données à ces hypothèses, dont elles ne s'écartent que d'une façon minime (à part le cas de *Purplestraw*). Il a fallu comparer la régression des F_1 et celle des F_2 pour dépister ces légers écarts, à travers l'imprécision due à la fluctuation. Ce fait mérite d'être souligné.

2° *Estimation des caractéristiques génétiques.*

L'estimation se fait comme pour les F_1.

La valeur attendue du cœfficient de régression des F_2, par rapport au parent variable est donnée par l'expression

$$\beta = \frac{\frac{1}{2}\sigma_g^2 + \frac{1}{2}\rho\sigma_g \cdot \sigma_h}{\sigma_g^2} \qquad \text{(première partie page 37)}$$

avec :

$$\sigma_g^2 = \text{var. } P_j - \sigma_e^2$$

$$\sigma_h^2 = 4\left\{\text{var.}\left(\bar{F}_2 - \frac{P_i + P_j}{2}\right)\right\} - \frac{1}{4}\frac{14 + n}{4n}\sigma_e^2$$

$$\rho\sigma_g\sigma_h = \text{var. } \bar{F}_2 - \frac{1}{4}\sigma_g^2 - \frac{1}{4}\sigma_\xi^2 - \frac{1}{4}\frac{14 + n}{4n}\sigma_e^2$$

on en tire :

$$\sigma_g^2 = 11{,}1959$$

$$\sigma_h^2 = 0{,}8247$$

$$\beta = 0{,}5457$$

cette dernière estimation est en accord avec la valeur observée de la pente.

La dominance est alors :

$$\alpha = -27{,}14\ \%$$

avec $$F_\alpha = \frac{0{,}8845}{0{,}0598} = 14{,}79$$

Elle est donc hautement significative ($F_{\text{lim.}} = 3{,}78$).

La dominance calculée à partir des F_2 est en bonne conformité avec celle qui est tirée des F_1 ; elle est d'ailleurs plus précise ici.

B. — Hauteur

Des calculs analogues montrent que les moyennes $\bar{F}_2$ sont en régression sur le parent variable avec une pente égale à

$$b = 0{,}4055$$

dont la valeur attendue est :

$$\beta = 0{,}4052$$

La dominance, calculée à partir des F_2, est :

$$\alpha = +21{,}4\ \%$$

avec $$F_\alpha = 46{,}2$$

elle est donc hautement significative, alors que par les F_1 on avait une dominance qui ne s'écartait pas de zéro de manière vraiment convaincante. La valeur calculée ici est, comme pour la précocité, la plus précise des deux.

C. — Poids de deux épis

Comme pour les F_1, on trouve avec les $\bar{F}_2$, pour ce caractère, une régression nette, à condition d'écarter le croisement *N* 293-1-6- × *Olympia*.

Pour les autres croisements,

$$b = 0{,}5115 \text{ (valeur attendue } \beta = 0{,}5122)$$

$$\alpha = 32{,}51\ \%$$

$$F_\alpha = 12{,}3 \text{ (au seuil 1 \%, } F_{\text{lim.}} = 3{,}78)$$

La conformité des résultats obtenus avec les F_1 et avec les F_2 est bonne, ces derniers étant bien entendu les plus précis, comme précédemment. L'hypothèse polygénique se trouve à nouveau confirmée de façon indiscutable.

Le tableau VII résume les résultats précédents :

TABLEAU VII

	Pente de la régression			Dominance	
	Observée	Attendue	Sign.	en %	Sign.
Précocité					
F_1	0,7602	0,7726	S. 1 %	— 25,2	(S.) 1 %
F_2	0,5449	0,5457	S. 1 %	— 27,1	S. 1 %
Hauteur					
F_1	0,5018	0,5013	S. 1 %	+ 7,93	(S.) 5 %
F_2	0,4055	0,4052	S. 1 %	+ 21,4	S. 1 %
Poids de 2 épis					
F_1	0,2343	0,2402	S. 1 %	+ 24,1	(S.) 5 %
F_2	0,5115	0,5122	S. 1 %	+ 32,5	S. 1 %

IV. — INFORMATIONS TIRÉES DES VARIANCES DES FAMILLES EN DISJONCTION

A. — Décomposition de la variance

Nous avons vu, dans la première partie (p. 39), que la variance des F_2 peut être décomposée en trois termes :

un terme représentant l'action héritable et fixable du génotype, imputable aux gènes homozygotes,

un terme représentant la fraction non fixable de l'action du génotype, due à la dominance aux loci hétérozygotes,

un terme aléatoire qui exprime l'action du milieu sur les diverses plantes, donc la part non héritable de la variation.

D'après FISHER, IMMER et TEDIN (1932) cela s'écrit :

$$\text{Var. } F_2 = \frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + E. \qquad (1)$$

La racine carrée du rapport $\frac{H}{D}$ représente la dominance $\alpha = \frac{h}{d}$, dans le cas où les gènes ont la même action élémentaire et une dominance semblable.

$$d_a = d_b = \cdots = d \qquad h_a = h_b = \cdots = h.$$

On sait également que la somme des variances des rétrocroisements de la F_1 avec l'un et l'autre des parents peut s'écrire de la même manière :

$$\text{Var. } R_1 + \text{Var. } R_2 = \frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H + 2E. \qquad (2)$$

Et en rapprochant les expressions (1) et (2), comme le fait WARNER (1952) :

$$\text{Var. } F_2 - \frac{\text{Var. } R_1 + \text{Var. } R_2}{2} = \frac{1}{4}D. \tag{3}$$

Dans l'essai étudié ici, on avait fait figurer précisément, pour le croisement *N* 293-1-6 × *Halle* 467-44, les deux retrocroisements aux côtés des F_1 et des F_2.

Les résultats figurent au tableau VIII.

Ces mesures avaient préalablement servi à discuter le choix de l'échelle des mesures (p. 65)

Ici elles doivent permettre d'effectuer la décomposition des variances en ses termes D, H et E, ce qui constitue un nouvel approche du modèle génique en jeu.

1° *Précocité*. En prenant pour estimée de E la variance résiduelle de l'essai-bloc qui comprend les parents et F_1, on peut écrire, d'après l'expression (1) :

$$\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H = 12{,}0352 - 4{,}4565$$
$$= 7{,}5787$$

et, d'après l'expression (2)

$$\frac{1}{2}D = 24{,}0704 - 18{,}4680 = 5{,}6024$$
$$D = 11{,}2048$$

ce qui est en parfait accord avec l'estimation de D, établie p. 71, à savoir :

$$\sigma_g^2 = \text{variance } P_j - \sigma_e^2 = 11{,}1959$$

Et, d'autre part,

$$\frac{1}{4}H = 7{,}5787 - 5{,}6024 = 1{,}9763$$
$$H = 7{,}9052$$

Or l'analyse des moyennes $\overline{F_2}$ nous avait conduit à :

$$\sigma_h^2 = \text{var.}\left(F_2 - \frac{P_i + P_j}{2}\right) - \frac{5}{4}\sigma_e^2 = 0{,}8747$$

Soit presque 10 fois moins que H !

Deux explications peuvent être envisagées pour expliquer cet important divorce :

1° Ou bien l'estimée de σ_h^2 déduit du comportement de 5 croisements n'exprime qu'une valeur moyenne, masquant d'importantes différences d'un croisement à l'autre. Ainsi dans ce cas la dominance serait :

$$\alpha = \sqrt{\frac{H}{D}} = -84\ \%$$

TABLEAU VIII

Moyennes et variances des parents, F_1, F_2 et rétrocroisements relatifs au croisement Halle 467-44 × N 293-1-6.

	Précocité			Hauteur			Poids de 2 épis		
	Nombre de plantes	Moyenne	Variance	Nombre de plantes	Moyenne	Variance	Nombre de plantes	Moyenne	Variance
f = Halle 467-44	48	20,50	2,9787	47	31,21	8,6494	46	505,2	17804,89
p = N. 293-1-6	48	7,29	3,0638	48	21,71	5,1046	48	399,0	6845,11
fp = F_1.................	48	12,79	4,1276	47	29,47	9,6892	46	586,3	16791,82
FP = F_2................	336	12,94	12,0352	333	28,01	43,6181	326	516,1	15347,64
ffp = F_1 x Halle.........	48	16,00	8,6808	46	29,80	18,3831	45	544,6	18349,39
fpp = F_1 x N. 293-1-6	48	10,50	9,7872	48	25,79	16,2111	47	490,5	10670,35

pour une dominance moyenne de — 27,14 %, ce qui enlèverait beaucoup d'intérêt à une telle estimation.

2° ou bien l'échantillonnage constitué par 48 plantes de chaque rétrocroisement est insuffisant pour représenter convenablement la population.

Nous verrons ultérieurement ce qu'il faut penser de cela.

2° *Hauteur*. La même méthode pour estimer D et H donne :

$$\frac{1}{2}D = 87{,}2362 - 34{,}5942 = 52{,}6420$$

$$D = 105{,}2840$$

Le rapprochement avec l'estimation σ_g^2 est de nouveau très satisfaisante :

$$\sigma_g^2 = 102{,}4374$$

Mais l'estimation de H aboutit encore une fois à un résultat aberrant. En effet :

$$\frac{1}{4}H = 36{,}080 - 52{,}6420$$

Ce qui est absurbe, puisque H doit être positif.

Nous allons revenir sur cette difficulté.

3° *Poids de 2 épis*. Pour ce caractère on a :

$$\frac{1}{2}D = 30\,695{,}28 - 29\,019{,}74 = 1\,675{,}54 \quad D = 3\,351{,}088$$

Cette fois-ci $\sigma_g^2 = 15\,052{,}54$

$$\frac{1}{4}H = 6\,693{,}75 - 1\,675{,}54 = 5\,018{,}21$$

$$H = 20\,072{,}84 \quad \alpha = 244\ \%$$

Or l'analyse des moyennes $\overline{F}_2$ nous avait donné :

$$\sigma_h^2 = 1\,589{,}50$$

avec $$\alpha = 32{,}51\ \%$$

4° *Discussion*. En définitive les calculs ci-dessus conduisent tous à une impasse.

Pour tenter de la contourner, on peut éprouver l'échantillonnage que représentent les rétrocroisements, en reprenant les calculs en sens inverse.

Prenons pour estimée de la dominance celle qui découle de l'analyse des régressions en $\overline{F}_2$

$$\alpha = -27{,}14\ \%$$

$$\frac{\sigma_h^2}{\sigma_g^2} = \alpha = 0{,}0736609$$

donc $$\frac{H}{D} = 0{,}0736609$$

et $$\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H = 7{,}5787$$

De ces deux équations à deux inconnues on tire :

$$H = 0{,}0736609\ D$$

$$\frac{1}{4} H = 0{,}0184152\ D$$

$$D = \frac{7{,}5787}{0{,}5184152}$$

d'où

$$\begin{cases} D = 14{,}6190 \\ H = 1{,}0768 \end{cases}$$

Or

$$\sigma_g^2 = 11{,}1959$$
$$\sigma_h^2 = 0{,}8247$$

L'ajustement est bon entre D et σ_g^2 d'une part, H et σ_h^2 d'autre part, s'agissant de carrés.

Pour obtenir de telles valeurs de D et H, il aurait fallu que la somme des variances des rétrocroisements fût de :

$$24{,}0704 - 7{,}3095 = 16{,}7645$$

au lieu de 18,4680. L'écart n'est pas significatif :

$$F = \frac{18{,}4680}{16{,}7645} = 1{,}10 \qquad (F_{\text{lim.}} \text{ à } 5 \text{ p. } 100 = 1{,}39)$$

En d'autres termes, *une simple imprécision de* 10 *p.* 100 *dans l'estimation de la variance des rétrocroisements suffit à fausser l'estimation de la dominance du simple au triple.*

Et pour connaitre cette dominance à 50 p. 100 près seulement, il faudrait avoir plusieurs milliers, voir plusieurs dizaines de milliers de plantes en rétrocroisements et en F_2 ($F = 1{,}005$).

On aboutit aux mêmes conclusions en ce qui concerne la hauteur et le poids de deux épis :

$$\begin{cases} D = 70{,}1191 \\ H = 3{,}2185 \end{cases} \qquad \begin{cases} \sigma_g^2 = 102{,}4374 \\ \sigma_h^2 = 4{,}7024 \end{cases}$$

et la somme des variances des rétrocroisements devrait être de 52,1766 au lieu de 34, 5942 ($F = 1{,}51$)

$$\begin{cases} D = 12\,716{,}11 \\ H = 1\,342{,}78 \end{cases} \qquad \begin{cases} \sigma_g^2 = 15\,052{,}54 \\ \sigma_h^2 = 1\,589{,}50 \end{cases}$$

Somme des variances des rétrocroisements : 24337,22 au lieu de 29019,74 ($F = 1{,}19$)

En conclusion, les estimations de D et H que l'on peut faire à partir des variances de F_2 et de rétrocroisements sont *pratiquement inutilisables* ici, à cause de l'effet « pantographique » des soustractions de variances trop voisines.

Il en serait de même sans doute en tirant D et H des variances de familles F_3 par l'expression :

$$H = \frac{16}{3}(\text{var. génétique } F_2 - \text{var. génétique des moyennes } F_3)$$

La pratique nous montre que l'estimation tirée des régressions à parent constant ne présente pas les mêmes inconvénients.

C'est elle que nous utiliserons dans la suite.

B. — Modèle génique. Calcul du nombre de gènes

Nous avons vu que l'estimation du nombre de gènes en cause dans un croisement peut être calculée par l'expression :

$$k = \frac{\frac{(P_i - P_j)^2}{2}}{D}$$

à condition d'admettre que l'un des parents a tous les gènes + et l'autre tous les gènes —.

On peut essayer d'appliquer ce calcul aux croisements envisagés ici, en prenant pour chaque caractère les parents extrêmes, qui ont le plus de chance de se rapprocher de l'hypothèse ci-dessus :

Précocité : parents extrêmes *p* et *d* :

$$k = \frac{(6{,}73)^2}{11{,}1959} = 4{,}05.$$

Hauteur : parents extrêmes *p* et *d*.

$$k = \frac{(16{,}29)^2}{102{,}4374} = 2{,}59.$$

Poids de 2 épis : parents extrêmes *e* et *a* :

$$k = \frac{152{,}5}{15\,052{,}54} = 1{,}55$$

Il est évident que ces estimations sont faites *par défaut*. On peut en déduire que, au moins dans les 2 derniers cas, la série des 7 parents ne recouvre sûrement pas l'étendue de la variation possible.

Il n'est pas possible, avec les données présentes, de pousser plus loin l'analyse du nombre de gènes. Pour ce faire, il serait nécessaire de disposer de tous les croisements pris deux à deux entre les lignées parentales *a, b, c, d, e, f, p*, (Première partie, page 35).

C. — L'héritabilité

La définition la plus habituellement admise pour l'héritabilité est :

$$\mathcal{H}_1 = \frac{\text{var. } F_2 - \text{var. aléatoire}}{\text{var. } F_2}$$

(voir première partie, page 41)

C'est la proportion de la fraction héritable dans la variance totale de la F_2. Elle permet d'évaluer, en quelque sorte, dans quelle mesure tel caractère, dans tel croisement, donne prise à la sélection. C'est donc une notion pratique.

On trouvera au tableau IX les variances totales mesurées sur les plantes F_2 pour les divers caractères étudiés ici.

TABLEAU IX

Variances totales en F_2

Croisements en F_2	Précocité	Hauteur	Poids de 2 épis
A P	10,695	17,743	12 113
B P	14,421	37,373	11 347
C P	11,344	32,389	14 828
D P	15,083	49,333	14 870
E P	11,920	43,926	12 521
F P	12,035	43,618	15 347

Remarque : Comme les plantes étaient réparties en 24 blocs de 14 plantes, la variation totale d'une F_2 comprend la variation entre plantes et la variation entre moyennes des blocs. On peut admettre que cette part de la variation (fluctuation au niveau bloc) est équivalente à l'effet-bloc calculé sur les parents et les F_1.

Les degrés de liberté, si aucune plante n'est manquante, sont :

$$335 - 23 = 312$$

Mais il ne faut pas oublier (première partie, page 54) que :

1º Les 14 plantes F_2 figurant dans chaque bloc représentent un échantillonnage de la population, théoriquement infinie. Nous admettrons que cet échantillonnage est rigoureusement aléatoire.

2º Une fraction de la variation F_2 est incluse dans l'effet bloc. La variance entre plantes est connue par défaut. Toutefois la fraction négligée reste la même pour les divers croisements, et, en définitive, les comparaisons entre croisements ou entre deux caractères ne seront pas entachées d'erreur systématique.

Au tableau X figurent les différentes valeurs de l'héritabilité, calculées avec les réserves ci-dessus. En face on a indiqué *le taux de discrimination légitime* en F_2 c'est-à-dire le nombre de plantes qu'on peut selectionner en F_2, compte tenu de la probabilité pour 2 plantes

d'être significativement différentes au point de vue phénotypique, pour un caractère quantitatif. C'est-à-dire l'expression :

$$\frac{1}{2}\sqrt{1 - \mathcal{H}_1} \qquad \text{(voir } 1^{re} \text{ partie p. 43)}$$

Héritabilité et taux de discrimination ne diffèrent pas beaucoup d'un croisement à l'autre pour un même caractère, mais ils ont des valeurs très variables selon le caractère.

TABLEAU X

Héritabilité et taux de discrimination en F_2

Croisements en F_2	Précocité		Hauteur		Poids de 2 épis	
	Héritabilité en %	Taux de discrimination en %	Héritabilité en %	Taux de discrimination en %	Héritabilité en %	Taux de discrimination en %
A P	58	32	56	33	29	42
B P	69	28	79	23	24	44
C P	61	31	76	25	41	38
D P	70	27	84	20	42	38
E P	63	30	82	21	31	42
F P	63	30	82	21	44	37
Moyenne	64,0	30,0	79,5	22,6	35,3	40,2

La précision du choix entre les phénotypes, et par conséquent la sévérité possible de la sélection, varient dans l'ordre suivant :

Hauteur $<$ Précocité $<$ Poids de 2 épis.

Pour le plus « héritable » de ces 3 caractères, la hauteur, il n'est pas possible de sélectionner une catégorie de plantes plus restreinte que 22,6 p. 100 des plantes F_2, sans tomber dans l'arbitraire.

D. — Taux de transgression favorable

Il est donné par la table $1 - \Pi(x)$ de FISHER pour une valeur :

$$x = \frac{\pm|\overline{P}_i - \overline{F}_2 + 2\sigma_e|}{\sqrt{\text{variance } F_2}}$$

les valeurs à attribuer à l'écart-type σ_e sont celles de l'erreur résiduelle de l'essai-bloc calculé sur les parents et F_1 (tableau 3).

Le tableau XI montre que ce taux de transgression favorable, (c'est-à-dire dans le sens — pour la précocité et la hauteur, dans le sens + pour le poids de 2 épis) décroit à peu près en raison inverse de l'écart entre les deux parents, ce qui est en accord avec l'hypothèse de l'action multifactorielle des polygènes.

Il y a cependant certains écarts ; ils peuvent être expliqués, si l'on tient compte, d'une part de ce qu'on sait sur l'origine génétique des

Tableau XI

Taux de transgression favorable en F_2 et demi-écart entre les parents (exprimé en pour mille)

Précocité			Hauteur			Poids de 2 épis		
Croisement en F2	Taux de transgression favorable	$\frac{Pi-Pj}{2}$	Croisement en F2	Taux de transgression favorable	$\frac{Pi-Pj}{2}$	Croisement en F2	Taux de transgression favorable	$\frac{Pi-Pj}{2}$
B P	93,4	2,86	*F P*	50,5	4,75	*D P**	160,0	21,7
*E P**	83,8	0,73	*C P*	42,7	3,13	*B P*	111,2	0,3
A P	40,9	4,02	*E P*	25,6	8,83	*E P*	58,2	27,9
C P	22,8	4,48	*A P*	13,9	3,81	*F P*	17,9	53,1
F P	8,2	6,61	*B P*	4,7	10,69	*A P*	2,6	124,6
D P	6,1	6,73	*D P*	2,6	16,29	*C P*	1,0	87,6

Les croisements marqués d'un (*) sont ceux qui s'écartent significativement de la régression F_1/P_j (voir p. 69)

lignées en jeu, et d'autre part en rapprochant ces chiffres des régressions moyennes de F_1 (ou de F_2) sur parent variable.

Précocité.

b (*Lontoï*) et *e* (*Purplestraw*) ont des origines éloignées de *N* 293-1-6 bien que leurs précocités soient comparables. Il y a beaucoup de gènes favorables différents, ce qui entraine un taux de transgression important. Une simple différence de dominance distingue ces deux géniteurs (positive chez *e*).

a (*B*. 17) a une origine génétique assez voisine de *N* 293-1-6 (parent commun : *Etoile de Choisy*) les précocités diffèrent moyennement et le taux de transgression prévisible est moyen.

c (*Prima*) *d* (*Olympia*), *f* (*Halle*) ont des origines génétiques éloignées de *N* 293-1-6. Mais comme ils sont tardifs ils ont peu de gènes agissant dans le sens favorable ; donc il faut en attendre peu de transgression.

Hauteur

f et *c* ont des origines différentes de *N* 293-1-6 quoique de taille courte aussi. Beaucoup de gènes sont différents et donneront des transgressions importantes.

a voisin génétiquement de *N* 293-1-6 et de taille également courte n'a pas beaucoup de gènes différents : transgression faible.

e est éloigné de *N* 293-1-6. Différence de taille et transgression intermédiaire.

b et *d* ont peu de gènes diminuant la hauteur des pailles donc : transgression réduite.

Poids de 2 épis

b : moyenne très voisine : beaucoup de transgression.

e, *f* : écart entre les moyennes et transgression d'importance intermédiaire.

d : a le même écart que *e* par rapport à *N* 293-1-6 et cependant fournit un taux remarquable de transgression. Or il était déjà notablement divergent par rapport au modèle polygénique.

(Il y a donc, *dans le cas de ce croisement, intervention d'un autre phénomène*.

Ce peut être :
soit des interactions de gènes,
soit l'intervention d'un ou de plusieurs facteurs mendéliens dans le déterminisme du caractère.

Nous discuterons ce problème au chapitre suivant.)

a et *c*. Ces lignées sont éloignées de *N* 293-1-6 par leurs moyennes et doivent avoir beaucoup de gènes favorables. Mais *N* 293-1-6 en a peu : il n'y a donc pas un taux de transgression élevé à prévoir, ce qui est le cas.

En résumé, les valeurs respectives des diverses lignées parentales, ainsi que ce qu'on sait sur leur parenté, suffit à expliquer les valeurs observées du taux de transgression favorable, sauf dans un cas sur lequel nous reviendrons.

V. — ÉTUDE DES CORRÉLATIONS EN F_2

Jusqu'à maintenant les 3 caractères quantitatifs, précocité, hauteur : poids de 2 épis ont été analysés séparément.

Il est intéressant maintenant de savoir si ces caractères sont indépendants. Pour cela des corrélations ont été étudiées en F_2 sur les croisements :

B. 17 × *N 293-1-6* c'est-à-dire *BP*
et *Olympia* × *N 293-1-6* c'est-à-dire *DP*

Deux de ces correlations sur les trois, apparaissent significativement positives. (tableau XII).

TABLEAU XII

	BP (sur 315 plantes)		*DP* (sur 320 plantes)	
Tardivité / Hauteur	+ 0,411	S	+ 0,368	S
Hauteur / Poids de 2 épis	— 0,003	NS	— 0,003	NS
Tardivité / Poids de 2 épis	+ 0,337	S	+ 0,367	S

Limite de signification au seuil 5 % : 0,20

La parallélisme de ces corrélations est à souligner, quoiqu'il ne soit pas possible d'en attribuer la cause à la pléiotropie de certains des gènes en jeu, à des liaisons géniques, ou à toute autre cause.

La première de ces corrélations, précocité-hauteur a été calculée également sur les 4 autres croisements (100 plantes F_2 prises au hasard) :

AP : $\rho = 0{,}555$ (S)
CP : $\rho = 0{,}514$ (S)
EP : $\rho = 0{,}191$ (NS)
FP : $\rho = 0{,}444$ (S)

C'est encore le croisement avec *Purplestraw*, *EP*, qui s'écarte des autres. Il y a donc concordance avec ce que montraient :

La régression F_1 sur parent variable (fig. 1)

La régression F_2 sur parent variable (fig. 4)

Le sens de l'hétérosis $F_1 - \frac{Pi + Pj}{2}$ (tab. VI)

c'est-à-dire de la dominance.

Il est donc certain que le modèle génétique applicable à ce croisement diffère radicalement du modèle général : les gènes en jeu appartiennent à une population différente de ceux des autres géniteurs.

Au point de vue pratique, la liaison précocité-hauteur, quelle qu'en soit la cause, n'est pas néfaste puisqu'elle joue dans le sens où chacun des 2 caractères est recherché.

La liaison précocité-faible poids de l'épi risque d'être plus gênante pour la sélection.

Un intérêt de ces recherches consiste à dépister de telles associations.

Ségrégation de certains caractères morphologiques et corrélations avec les caractères quantitatifs

Les deux croisements *Lontoï* × *N* 293-1-6 = *BP*

et *Olympia* × *N* 293-1-6 = *DP*

ont des parents qui diffèrent pour certains caractères de l'épi et du grain. (tableau XIII)

TABLEAU XIII

	Aristation	Couleur d'épi	Couleur de grain
Lontoï	barbu	fauve	roux
Olympia,	mutique	roux	blanc
N 293-I-6	mutique	blanc	roux

Croisement DP

La ségrégation en F_2 est la suivante : (tableau XIV)

TABLEAU XIV

	Épi blanc	Épi fauve	Épi roux	Total
Grain blanc	25	26	15	66
Grain roux	121	106	37	264
Total	146	132	52	330

La couleur de l'épi est conforme à un modèle bifactoriel de type 7 : 6 : 3, c'est-à-dire où l'on aurait :

1 gène dominant, nécessaire à la pigmentation,

1 gène partiellement dominant commandant son intensité.

$\chi^2 = 2{,}15$ Probabilité 0,30

La couleur du grain est à la limite de signification pour une ségrégation 3 : 1

$\chi^2 = 4{,}05$ Probabilité 0,05

La F_1 était effectivement fauve avec des grains roux.

Les deux caractères d'autre part, sont indépendants :

$\chi^2 = 8{,}35$ Probabilité 0,10

Mais ce qu'il est intéressant de signaler c'est la *liaison poids de 2 épis, couleur d'épi* :

Épis colorés : poids moyen 532,1 sur 181 plantes
Épis blancs : « 493,0 « 139 plantes

$t = 2{,}70$ Probabilité 0,01

Les épis colorés sont en moyenne plus lourds.

Toutes les autres relations entre les caractères quantitatifs et morphologiques étudiés sont des relations d'indépendance.

Nous avons vu (tableau XI) que précisément le croisement *Olympia* × *N* 293-1-6 présente pour le poids de 2 épis un taux de transgression favorable beaucoup plus élevé que ce qu'il était normal d'attendre, phénomène imputable soit à des relations d'épistasie entre les polygènes, soit à l'intervention d'un gène majeur.

Il semble alors, d'après ce qui précède, que ce soit un des deux gènes conditionnant la couleur de l'épi (sinon les deux) qui soit lié au poids de l'épi.

C'est en suivant les générations au-delà de la F_2 que l'on pourra savoir si cette liaison est une pléiotropie ou un « linkage ». Dans le deuxième cas, des familles doivent pouvoir être trouvées où la liaison sera inversée par suite d'une recombinaison.

Mather (1949) discute ce problème et cite des cas où le « linkage » est évident : par exemple entre précocité de floraison, et couleur des fleurs chez les Pois étudiés par Rassmusson (1935).

Croisement BP.

Les ségrégations morphologiques en F_2, dans ces croisements sont :

Tableau XV

	Épi barbu	aristé	mutique	Total
Épi fauve	1	4	11	16
Fauve clair	20	11	35	66
Blanc	3	57	97	240
Total	24	72	226	322

La F_1 est aristée et fauve clair.

Aucune hypothèse mendélienne simple ne rend compte de cette ségrégation.

Et aucune liaison entre les caractères quantitatifs et ces caractères d'épi n'a pu être mise en évidence.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

L'expérimentation étudiée dans les pages qui précèdent aboutit à un certain nombre de conclusions qu'il n'aurait pas été facile de dégager sans faire appel aux notions de génétique biométrique.

Certaines de ces conclusions présentent surtout un intérêt théorique : comportement génétique de plusieurs caractères mesurables dans des conditions déterminées de milieu.

D'autres sont des notions plus pratiques, qui sont utiles à connaître pour sélectionner ces caractères à partir des croisements envisagés.

Il subsiste cependant certaines questions mal élucidées. Une réponse plus complète à ces questions serait fournie par l'analyse des générations ultérieures.

Une critique que l'on peut faire à cette expérimentation est de ne porter que sur les résultats d'un an. Nous avons dit, en concluant la première partie de l'article, le danger qu'il y aurait à extrapoler les valeurs calculées pour la dominance, l'héritabilité et d'autres grandeurs, aux générations suivantes. Il n'y a pas de raison de ne pas considérer ces caratéristiques comme n'importe quelle grandeur mesurable, soumise à la fluctuation sous l'action du milieu ; et ce problème serait par lui-même assez important pour donner lieu à une étude spéciale.

De même ne faudrait-il pas sans précautions penser qu'on a affaire à des constantes biologiques caractéristiques de l'espèce pour chaque caractère mesurable, quel que soit le croisement considéré. Nous avons souligné au passage les écarts que l'on rencontrait parmi les six descendances mises en comparaison.

De tels essais, répétés dans le temps et pour d'autres croisements, devraient aboutir à une connaissance plus intime du comportement héréditaire de ces caractères mesurables. Et ces mécanismes viendraient, par recoupement, s'insérer dans le faisceau des notions acquises ou pressenties de la physiologie d'une espèce végétale, dont aucun élément ne peut être considéré isolément. Les corrélations génétiques que nous avons mises en évidence, par exemple entre la précocité et la hauteur de paille, illustrent cette remarque. Il est vraisemblable que des facteurs de développement, eux-mêmes sous l'action du génotype, gouvernent l'expression de ces deux aspects du phénotype.

En tenant compte de ces réserves, nous avons montré, sur des croisements entre variétés de blé tendre, que la précocité de floraison, la taille de la plante et le poids de l'épi sont commandés dans une large mesure par des facteurs multiples, conformes à la définition des polygènes, indépendants entre eux, et dont l'action est à peu près additive dans une échelle de mesures arithmétiques naturelles.

Chacun de ces caractères présente une dominance « intégrée » résultant des dominances génétiques à chaque locus, lesquelles agissent en moyenne dans le même sens.

Le sens est celui qui a été favorisé par la sélection naturelle, et l'intensité de la dominance correspond à l'avantage sélectif qu'elle entraîne.

Un seul de ces croisements, et pour un seul caractère, manifeste une dominance moyenne inversée par rapport aux autres.

Il semble que les gènes conditionnant la précocité dans cette lignée parentale sont différents de la série moyenne impliquée chez les autres ; d'ailleurs la précocité que ces gènes différents contrôlent est indépendante de la hauteur de la plante, ce qui n'est pas le cas ailleurs.

D'autre part un cas d'association a été mis en évidence entre caractère quantitatif et facteur mendélien. L'action de ce gène majeur vient se surajouter à celle des polygènes et augmente considérablement le taux de transgression prévu. Au cours de la sélection il sera sans doute plus facile de choisir les génotypes favorables dans ce croisement.

En dehors de ce cas, le taux de transgression est conforme à ce que l'on peut déduire de la valeur respective des parents et de leur degré de parenté. Il est toujours inférieur au taux de sélection qu'il est légitime d'appliquer en F_2, compte tenu du rapport entre la variation et la fluctuation. La recherche de types transgressifs devra donc demander plusieurs générations.

Au cours des générations ultérieures, il faudra se souvenir, compte tenu de l'héritabilité et de la dominance, que : la hauteur sera fixée vite et facilement, surtout si les deux géniteurs sont déjà courts ; la précocité sera fixée moins rapidement, sauf dans le croisement où elle admet une dominance inverse des autres ; pour le poids de l'épi, moins facilement fixé encore, il y aura sans doute intérêt à le décomposer en facteurs plus simples et plus héritables, tels que le poids du grain.

Chemin faisant, nous avons eu l'occasion d'éprouver l'intérêt des diverses méthodes de calcul utilisables en génétique quantitative. Les valeurs de la dominance ont été trouvées voisines, qu'on utilise les F_1 ou les F_2. Ces dernières, en dépit d'une variance interne élevée par suite de la ségrégation, sont plus utiles à employer, en considérant leur moyenne qui peut porter facilement sur un grand nombre de plantes.

Par contre, nous avons constaté le caractère illusoire des calculs qui font appel à la décomposition de la variance pour définir le modèle

génétique en jeu. Ces techniques doivent être réservées à l'étude de l'héritabilité et des développements qui en résultent.

Pour établir le modèle génique, nous préférerons l'étude des régressions à parent constant. Mais nous avons rencontré des limites avec l'emploi d'une seule famille de croisements. Puisque les moyennes suffisent, on aura davantage d'informations par l'emploi des essais diallèles, d'où l'on peut tirer des critères précieux pour le choix des géniteurs et la conduite ultérieure des meilleurs croisements.

Il n'y a aucune difficulté technique particulière à mettre sur pied un essai comparatif avec des répétitions, dans lequel figurent, avec les parents, les F_2 en croisements diallèles. Il n'y a pas non plus de difficulté avec cette méthode, en réservant des semences, à introduire deux ou trois répétitions dans le temps.

Cet essai pourra être calculé par la méthode des régressions à parent constant, et indiquera non seulement le modèle génétique en cause, mais aussi les croisements ou séries de croisements qui ont une particulière « aptitude à la combinaison » (favorable ou, au contraire, dangereuse).

Ceci permettra de choisir, dès les premières générations, parmi un ensemble de croisements, les plus intéressants à suivre aux détriments des autres.

Pour le ou les croisements privilégiés, le même essai pourra alors donner lieu à une analyse plante par plante, d'où l'on tirera les critères de sélection, et où l'on examinera les corrélations génotypiques ou phénotypiques à prévoir.

Ainsi l'étude de la génétique quantitative, chez une plante autogame comme le blé, peut-elle fournir au sélectionneur, avec le minimum de moyens, et dès les premières générations, un ensemble d'informations utiles pour réduire la part d'arbitraire dans la recherche d'une amélioration génétique.

Reçu pour publication le 1er février 1961.

RÉSUMÉ

Le travail qui fait l'objet de cette deuxième partie est une illustration des notions données dans l'article précédent.

Il comporte l'analyse de six croisements de blé ayant un parent commun, mesurés pour les caractères suivants :

précocité, hauteur de la plante, poids de l'épi.

Après une série de contrôles préliminaires montrant la légitimité des données chiffrées qu'on utilise, les caractéristiques génétiques en jeu sont calculées par deux moyens :

Regression des F_1 à parent constant.

Regression des moyennes de F_2 à parent constant.

Ces deux méthodes, qui portent sur des données distinctes aboutissent à des résultats très concordants.

Les caractères envisagés obéissent dans une large mesure aux hypothèses de base de la théorie polygénique. Des deux seules exceptions décelées et discutées, l'une est due à un croisement dont la dominance moyenne est inversée par rapport aux cinq autres, pour la précocité.

La deuxième exception correspond à une association génétique entre un caractère quantitatif, le poids de l'épi, et un caractère morphologique simple et bifactoriel, la couleur de l'épi. Il n'est pas possible d'attribuer cette association à une pléiotropie ou à un cas de liaison génique. Toujours est-il que le taux de transgression en F_2 reflète bien cette asssociation.

Dans tous les autres cas, le taux de transgression est inférieur au taux de sélection légitime déduit de l'héritabilité. Ces deux caractéristiques sont conformes à ce que l'on sait des valeurs respectives des deux parents et de leur degré de parenté.

La dominance phénotypique calculée par ces méthodes est à la fois :

— la moyenne des dominances géniques aux divers loci intéressés,

— la moyenne pour les différents croisements mis en comparaison (déduction faite du cas aberrant).

Le sens et l'intensité de cette dominance moyenne reflètent l'histoire de la sélection naturelle et dirigée dont ces caractères ont été l'objet. Ils permettent aussi de prévoir la vitesse de réalisation de l'homozygotie au cours du cycle de sélection qu'on se propose de mettre en œuvre.

Les applications de ce qui précède à l'amélioration des plantes sont alors exposées et discutées.

SUMMARY

Part II. Experimental application

The second part deals with the illustration of the data of the foregoing paper. It contains the analysis of 6 crosses of wheat with a constant parent, the following characters being measured : earliness, plant height, ear weight.

After a series of preliminary controls which show the measured data to be of legitimate use, the genetic characteristics involved are calculated by two methods :

— regression of the F_1-s with a constant parent,

— regression of the means of the F_2-s with a constant parent. These two methods which are based on distinct data, lead to results in good agreement.

The considered characters conform in a large way to the basic hypotheses of polygenic theory. Two exceptions were found and are being discussed; the first one is due to a cross, the mean of dominance of which is inverse to the five others, as far as earliness is concerned.

The other exception corresponds to a genetic association between a quantitative character, the ear weight, and a single bifactorial morphological character-ear colour. It is not possible to attribute this association to pleiotropy or to a case of genic linkage. In any case, the rate of transgression in F_2 shows this association well.

In all other cases, the rate of transgression is less than the rate of legitimate selection deduced from heritability. Both characteristics conform to what is known of the respective values of the 2 parents and of their degree of kinship.

The phenotypic dominance calculated by these methods is both :
— the mean of genic dominances in the various loci involved,
— the mean for the different crosses compared (after deduction of the aberrant case).

The direction and intensity of this mean dominance reflect the history of the natural and the systematical selection to which these characters have been submitted. They also make possible to predict the speed of achievement of homozygosity during the selection cycle that the breeder proposes to apply.

The applications of the preceding study to plant breeding are then described and discussed.

ZUSAMMENFASSUNG

Beitrag zum Studium der quantitativen Genetik einer Selbstbefruchtungspflanze : der Weizen.

Zweiter Teil : Experimentale Anwendung.

Der zweite Teil dieser Arbeit wird einer Anwendung der Methodik, die im ersten Teil dargelegt wurde, gewidmet. Er betrifft die Analyse von 6 Weizenkreuzungen mit einem gemeinsamen Genitor unter Berücksichtigung folgender Merkmale : Frühreife, Pflanzenhöhe, Ahrengewicht.

Nach einer Serie vorläufiger Kontrollen, welche die Gesetzmässigkeit der benützten chiffrierten Grössen beweisen, wurden die in Frage kommenden genetischen Merkmale mittels 2 Methoden berechnet :

1. — Regression der F_1 mit konstantem Genitor.
2. — Regression der Mittelwerte der F_2 mit konstantem Genitor.

Diese 2 Methoden, die unter Zuziehung verschiedener Grössen angewendet wurden, ergeben sehr übereinstimmende Ergebnisse. Die erwähnten Merkmale folgen weitgehend der Polygenentheorie Hypothese mit 2 Ausnahmen :

1. — Die erste stammt von einer Kreuzung, bei welcher die mittlere Dominanz der Frühreife die umgekehrte derjenigen der 5 anderen ist.
2. — Die zweite entspricht einer genetischen Verbindung eines quantitativen Merkmals, das Aehrengewicht, mit einem einfachen und bifaktoriellen Merkmal, die Aehrenfarbe. Dabei ist es nicht möglich diese Verbindung einer Pleiotropie oder einer Genenkopplung zuzuschreiben. Sicher ist aber, dass in F_2 der Transgressionswert diese Verbindung klar zum Ausdruck bringt.

In allen anderen Fällen ist der Transgressionswert geringer als der legitime Selektionswert auf welchen die Erblichkeit hätte schliessen lassen. Diese 2 Begriffe stimmen übrigens überein mit dem was man über den respektiven Wert der 2 Eltern und deren Verwandschaftsgrad kennt.

Die, mittels dieser Methoden, berechnete phenotypische Dominanz ist zugleich :
— der Mittelwert der genetischen Dominanzen an den verschiedenen Loci,
— der Mittelwert für die durchgeführten Kreuzungen (mit Ausnahme des abweichenden Falles).

Die Richtung und die Stärke dieser mittleren Dominanz wiedergibt die Geschichte der natürlichen und gelenkten Selektion dieser Merkmale. Dadurch wird es auch möglich die Realisierungsgeschwindigkeit der Homozygotie während des bevorstehenden Züchtungscyclus, vorauszusehen.

Zuletzt wird die Anwendung dieser Ergebnisse für die Pflanzenzüchtung besprochen.

Ж. ЮЭТ и Р. ЭКОТАР.

К изучению количественной генетики у автогамного растения : пшеницы. 2-ая часть : экспериментальное прилоэжение.

РЕЗЮМЭ

Работа этой второй части является иллюстрацией данных в предидущей публикации. Она содержит анализ 6-ти скрещиваний пшеницы, имеющих одного общего родителя, измеренных по следующим характерам : скороспелость, рост растения, вес колоса.

После серии предварительных проверок показываюших легитимность вычисленных данных, было использованно два средства для вычисления генетических характеристик :

— регрессия в F_1 с одним постоянным родителем;

— регрессия средних в F_2 с одним постоянным родителем.

Эти два метода с различными данными приводят к весьма схожим результатам.

Рассмотренные характеры широко следуют основным гипотезам полигенетической теории.

Из двух найденных и изученных исключений, одно происходит от скрещивания, в котором средняя доминация является обратной по отношению к пяти другим для скороспелости.

Второе исключение соответствует генетической ассоциации количественного характера, веса колоса и характера морфологического простого и би-факториального, окраски колоса. Приписать эту ассоциацию плеиотропии или-же случаю генной связи-невозможно. Так или иначе, процентное отношение трансгрессии в F_2 хорошо отражает эму ассоциацию.

Во всех других случаях, процентное отношение трансгрессии является более низкой чем процентное отношение легитимной селекции выведенной из способности наследствия. Эти две характеристики следуют тому что известно о соответственной ценности двух родителей и их степени родства.

Фенотипическая доминация вычисленная этими методами является одновременно :

— средней генетических доминации в разных заинтересованных локусах;

— средней для различных сравняемых скрещиваний (кроме аберративного случая).

Направление и интенсивность этой доминации отражает историю селекции, как естественной так и управляемой для этих характеров. Они позволяют, так-же предвидеть скорость осуществления гомозиготии в течение цикла предпринятой селекции.

Наконец, излагается и коментируется приложение изложенного к мелиорации растений.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BARTLETT (M. S.). — The problem in statistics of testing several variances. *Proc. Camb. Phil. Soc.* **30**, 164, 1934.

BURDICK (A.B.), — Heterosis in the tomato ; estimation of the relative con-

tribution of epistasis and dominance. Unpublished Ph. D. Dissertation, University of California. 1949. Cité par : GRIFFING (B.) *Genetics* **35**, 303-21, 1950.

CARNAHAN (H. L.). — Combining ability in flax (*Linum usitatissimum*) M. S. Thesis. Univ. of Minnesota, 1947.

CHARLES (D. R.) et SMITH (H. H.). — Distinguishing between two types of gene action in quantitative inheritance. *Genetics*, **24**, 34-48, 1939.

EAST (E. M.). — Studies on size inheritance in *Nicotiana*. *Genetics* **1**, 164-176, 1915.

EAST (E. M.) et JONES. (D.F.) — *Inbreeding and outbreeding : their genetic and sociological significance.* 285 pp. J. B. Lippincott C°. Philadelphia and London, 1919.

FEDERER (W. T.) —. Evaluation of variance components from a group of experiments with multiple classifications. *Agric. Exp. Sta. Iowa Sta. Coll.*, Res. bull. 380, 243-310, 1951.

FISHER (R.A.) — The correlation betwen relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edin.* **52**, 399-432, 1918.

FISHER (R.A.) IMMER (F.R.) et TEDIN (O.). — The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance *Genetics* **17**, 107-124, 1932.

GALTON (F.). — *Natural inheritance,* Macmillan, London. 1889.

GOTOH (K.). — Genetics studies on egg-plant. II — The heritability of some quantitative characters and estimation of minimum number of genes *Genetica* **26**, 453-467, 1953.

GRIFFING (B.). — Analysis of quantitative gene action by constant parent regression and related techniques. *Genetics* **35**, 303-21, 1950.

HARRINGTON (J. B.). — Predicting the value of a cross from an F_2 analysis *Can. Journ. Res.* **6**, 1932.

HARRINGTON (J. B.). — Intra-varietal crossing in wheat. *J. Amer. Soc. Agron.* **36**, 990-991, 1944.

HAYMAN (B. I.). — The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, **39**, 789-809, 1954.

IMMER (F. R.). — Relation betwen yielding ability and homozygosis in barley crosses. *J. Amer. Soc. Agron.* **33**, 200-206, 1941.

JINKS (J. L.). — The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. *Genetics* **39**, 767-788, 1954.

JOHANNSEN (W.). — *Elemente der exakten Erblichkeitslehre.* Fischer, Jena, 1909

LERNER (I. M.). — *Genetics homeotasis.* Oliver and Boyd, London, 1954.

LUSH (J. L.) — *Animal breeding plans.* Ames, Iowa State College Press. ed. 443 pp., 1945.

MAHMUD (I.) et KRAMER (H. H.). — Segregation for yield, height, and maturity following a soybean cross. *Agron. J.* **43**, 605-609, 1951.

MATHER (K.). — Variation and selection of polygenic characters. *J. Genet.* **41**, 159-193, 1941.

MATHER (K.). — *Biometrical genetics.* Methuen and C° Ltd. London, 162 p., 1949.

MATHER (K.). — Response to selection : synthesis. *Symp. or quantitative biol. Cold Spring Harbor*, **20**, 158-165, 1955.

NILSSON-EHLE (H.). — *Kreuzungsuntersuchungen an Hafer und Weizen.* Lund, 1909.

POWERS (Leroy). — The nature of series of environmental variances and the estimation of genetic variances in crosses involving species of *Lycopersicion. Genetics* **27**, 561-575, 1942.

RASMUSSON (J. M.). — Studies on the inheritance of quantitative character in *Pisum* I. — Preliminary note on the genetics of flowering. *Hereditas* **20**, 161-180, 1935.

ROBINSON (H. E.) COMSTOCK (R. E.) et HARVEY (P. H.). — Estimates of heri-

tability and the degree of dominance in corn. *Agron. J.*, **41**, 353-359, 1949.

SMITH (H. H.). — Fixing transgressive vigor in *Nicotiana rustica*. Résumé dans *Genetics*, **35**, 692, 1950.

SNEDECOR (G. W.). — *Statistical Methods*. Ames, The Iowa State College Press. 486 pp., 1953.

SPRAGUE (G. F.) et TATUM (L. A.). — General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* **34**, 923-932, 1942.

WARNER (J. A.). — A method for estimating heritability. *Agron. J.* **44**, 427, 1952.

WEISS (M. G.) WEBER (G. R.) et KALTON (R. R.). — Early generation testing in soybeans. *J. Amer. Soc. Agron.* **39**, 791-811, 1947.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (1), 99 — 110.

DOCUMENTATION

LE VIII[e] CONGRÈS INTERNATIONAL DES HERBAGES DE READING

PAR

Y. DEMARLY, L. HEDIN, C. HUTIN, J. REBISCHUNG

PLAN DU MÉMOIRE

I. — **Rapports présentés au Congrès de Reading.**

II. — **Problèmes de génétique** (Y. Demarly).

III. — **Essais variétaux et production des semences fourragères** (C. Hutin).

IV. — **Amélioration et exploitation des prairies** (J. Rebischung).

V. — **Problèmes divers.**

VI. — **Originalité du Congrès.**

VII. — **Conclusion.**

I. — Rapports présentés au congrès de Reading.

L'importance et la complexité des problèmes que soulève la production fourragère sont telles que dès avant la dernière guerre mondiale, des congrès internationaux consacrés à ces questions se réunissaient périodiquement.

Le IV[e] Congrès International devait se tenir à Aberyswyth en 1937 sous la présidence du regretté Sir Georges Stapledon.

On se souvient des plus récents : celui qui se tint en Hollande à Noordwijk en juin 1949, aux Etats-Unis à Pennsylvania State College en août 1952, en Nouvelle-Zélande à Palmerston North en novembre 1956.

En juin 1954, s'est tenue à Paris une Conférence européenne des herbages, à la suite de laquelle il avait été possible de montrer à nos amis étrangers un certain nombre de réalisations françaises.

Le VIII° Congrès International des Herbages s'est tenu en Grande-Bretagne à l'Université de Reading du 11 au 21 juillet.

Il ne s'agit pas ici de donner un aperçu complet, même sommaire des 150 communications présentées à ce Congrès, des discussions qui les ont suivies tant en séance qu'au cours des visites de l'Institut de Hurley ou des exploitations agricoles qui ont eu lieu à cette occasion.

Nous nous bornerons à rappeler la répartition des exposés dans les diverses rubriques.

RÉPARTITION DES EXPOSÉS

	NOMBRE D'EXPOSÉS
A — *Aspect végétal.*	
Problèmes généraux et particuliers de l'amélioration des plantes fourragères	12
Sélection et exploitation dans des conditions spéciales, en zones arides ou dans des milieux défavorables	18
Physiologie du développement, cycle de l'azote, nutrition minérale	24
Modification de la structure et de la fertilité des sols par des cultures fourragères	6
Maladies des plantes fourragères	5
Études mathématiques ou statistiques des problèmes d'expérimentation et de compétition. Critères d'appréciation des variétés	17
Établissement, exploitation et amélioration des prairies	16
Ensilage et conservation des fourrages	13
Production de semences et certification	6
B. — *Aspect zootechnique.*	
Quantités d'aliments ingérés — Composition biochimique des plantes fourragères — Comportement dans le rumen — Digestibilité	24
Nutrition et comportement de l'animal au pâturage	15
Troubles physiologiques et parasites animaux	12

De ces exposés, nous ne retiendrons que ceux qui peuvent intéresser l'amélioration des plantes et plus particulièrement ce qui dans ces communications apporte une contribution nouvelle et originale à nos recherches.

II. — Problèmes de génétique.

(Y. DEMARLY)

1° Problèmes généraux.

Si l'on excepte quelques recherches faites aux Etats-Unis dans le but de mettre au commerce des variétés hybrides simples (exposé de MYERS, séance plénière d'introduction) il ne semble pas que les chercheurs étrangers

aient abouti à des changements notables de méthode : WEXELSEN en Norvège, AKERBERG et les chercheurs de Svälof en Suède, HERTZSCH à Cologne poursuivent des travaux sur la polyploïdie sans avoir apparemment beaucoup approfondi les modalités d'utilisation de cette polyploïdie ; la méthode du polycross, ou même de l'utilisation de fécondations libres pour apprécier la valeur de plantes mères est encore d'actualité dans la plupart des pays où l'on parle d'aptitude à la combinaison générale et de la transmission héréditaire de cette qualité.

— En ce qui concerne la recherche des combinaisons hybrides, aucun résultat relatif à des aptitudes à la combinaison générale n'est convaincant. BARCLAY (Australie) par exemple signale un effet significatif d'aptitude générale pour le caractère de croissance hivernale chez les luzernes. L'aptitude générale à la combinaison ayant probablement pour cause l'existence de facteurs de rendement, soit dominants, soit amenés à l'état homozygote chez l'un des partenaires, n'a aucun rapport avec la vigueur hybride. On conçoit très bien qu'elle intervienne surtout pour des caractères particuliers (résistance au froid, précocité...) plutôt que pour la vigueur proprement dite. Ce terme d'aptitude à la combinaison générale introduit souvent une erreur sur l'interprétation du phénomène en cause. De même l'aptitude à une combinaison particulière ne relevant sans doute que d'interactions alléliques et non alléliques ne doit s'appliquer qu'à des manifestations générales de la vigueur. Une communication de E. L. BREESE (Aberystwyth) analyse par la technique des croisements diallèles (méthode de JINKS et HAYMAN modifiée) la nature de la luxuriance des hybrides chez le ray-grass anglais. Dans l'étude des dates d'épiaison, il ne met en évidence que des effets de dominance sans aucune manifestation d'interaction non allélique. Par contre, lorsqu'il s'intéresse au rendement global il aboutit à « une légère indication de superdominance ».

Un intéressant travail de COOPER (Aberystwyth) sur le Ray-grass montre une très bonne héritabilité de certains éléments de la productivité chez le Ray-grass (corrélation parent/descendant) : date de l'épiaison, taille des feuilles, nombre de talles... Bien que le travail ait été effectué sur des plantes hétérozygotes, une amélioration par effet d'additivité pour ces caractères intervenant sur le rendement, qu'ils soient physiologiques ou d'origine biochimique, est mise en évidence et montre des possibilités d'amélioration aux générations ultérieures.

Un nombre important de discussions a porté sur les techniques d'appréciation des descendances. L'appréciation des qualités de rendement au stade jeune a été évoquée par MYERS signalant chez le Dactyle une bonne corrélation entre la vigueur des plantules et le rendement de la plante adulte.

La difficulté d'estimation de la productivité sur des plantes à grand espacement en pépinière a amené beaucoup de sélectionneurs à attendre l'obtention d'une génération de multiplication avant d'éliminer les descendances (polycross, variétés synthétiques, hybrides) dans des essais comportant des parcelles semées.

W. E. DAVIES (Aberystwyth) montre par des analyses aboutissant à des conclusions voisines de celles qui ont été obtenues à Versailles qu'à des espacements faibles (3 inches = 7,6 cm) on obtient une très bonne corrélation de rendement avec des parcelles semées à la densité de la pratique agricole.

Une conférence de BURTON (Etats-Unis) sur le comportement de l'apomixie chez *Paspalum notatum* (Fl) fait le point sur les modalités de sélection d'espèces apomictiques. Un exposé de ALMGARD (Suède) sur l'amélioration des paturins illustre les possibilités de stabilisation d'une vigueur hybride chez les espèces ayant ce type de reproduction.

2° Amélioration des plantes fourragères.

Sur des graminées (Brome inerme) E. L. NIELSEN et D. C. SMITH (Etats-Unis) donnent une liste de corrélations entre des éléments particuliers du rendement. Ils signalent, d'autre part, des méthodes d'infection artificielle au stade plantule pour *Helminthosporium sativum* et *Pythium* sp. et à des stades plus âgés pour *Pyrenophora bromi* (inoculation par ascospores).

RYLE à Hurley poursuit en serre une étude intéressante sur les facteurs conditionnant la longueur de l'épi chez la Fléole (longueur du jour, température, intensité lumineuse, teneur en azote, durée de certaines phases du développement).

Une analyse de la physiologie des différents types de croissance des stolons de Trèfle blanc en relation avec la teneur en matière sèche de plantes soumises à différents niveaux de nutrition et d'intensité lumineuse, donne quelques précisions sur l'orientation à donner à l'amélioration de cette plante.

Une technique d'infection artificielle de la Luzerne par *Ascochyta imperfecta* utilisant des tests sur feuilles détachées mises en incubation a été signalée par R. P. KNOWLES (Saskatoon) comme permettant une élimination rapide des individus sensibles.

Nous ne mentionnerons pas ici les nombreuses études de physiologie du développement dont les résultats interfèrent évidemment sur les modalités de réalisation d'un travail d'amélioration.

III. — Essais variétaux et production des semences fourragères.

(Cl. HUTIN)

1° Essais variétaux.

L'examen de l'ensemble des communications consacrées dans diverses sections aux essais variétaux de plantes fourragères, permet de dégager les principales préoccupations qui se sont manifestées au cours des discussions.

Sur le plan strictement expérimental, on assiste d'une façon générale à la recherche d'une plus grande précision et d'un meilleur contrôle des conditions d'expérimentation. Ceci a eu pour conséquence de confirmer certaines caractéristiques des variétés de plantes fourragères et de mettre l'accent sur certains impératifs : par exemple, si toutes les variétés montrent une plasticité considérable dans la contribution des plantes individuelles au rendement général, le rendement individuel des variétés, néanmoins, ne suit pas nécessairement le même ordre pour différentes densités. De tels faits qui peuvent également s'observer pour d'autres facteurs, obligent les expérimentateurs à s'intéresser de plus près à leur matériel. Si un trop grand nombre se contente encore de noter l'abscence de corrélation entre les rendements obtenus dans diverses conditions sans aller plus avant, une tendance très nette se dessine pour étudier de près le phénomène, notamment, en décomposant le rendement en ses éléments constitutifs et en analysant séparément chacun de ces derniers. Dans le cas de mélanges d'espèces, on peut noter la recherche de dispositifs spéciaux permettant une analyse exacte des phénomènes.

D'autre part, tout le monde s'accorde à reconnaître que la notion de rendement chez les espèces fourragères est une notion essentiellement dynamique, puisqu'aussi bien la récolte n'intervient pas une seule fois dans la vie de la

plante à un stade de maturité physiologique et surtout, parce que les résultats obtenus à une exploitation donnée dépendent largement du système d'exploitation appliqué antérieurement et influencent considérablement les résultats qui seront observés par la suite.

Mais à ce stade de l'expérimentation se pose un problème aigu : celui de l'élaboration des méthodes mathématiques nécessaires à l'interprétation statistique des essais. A cet égard, le titre de la communication de C. D. KEMP (Grande-Bretagne) « Nécessité d'une approche dynamique de l'expérimentation fourragère » est significatif et résume bien la situation. A l'heure actuelle, un besoin se fait sentir mais il faut bien avouer que le problème n'a pas vraiment reçu de début de solution pratique. Mais, soit que l'on considère les exposés d'« arrière garde » qui essaient de tirer le meilleur parti de méthodes mises au point pour résoudre d'autres problèmes et mal adaptées à l'interprétation des résultats de l'expérimentation fourragère, soit qu'on examine les communications de ceux qui s'efforcent de s'engager dans une voie résolument nouvelle, mais qui n'en sont encore qu'à formuler les caractéristiques des solutions à rechercher, on a nettement l'impression que le prochain Congrès des Herbages devrait amorcer une évolution constructive vers la mise au point de méthodes originales et spécifiques.

2° Production des semences fourragères.

Les problèmes relatifs aux semences fourragères ont été étudiés dans une section spécialisée qui groupait 6 communications. Les sujets abordés ont été ceux de la production, du contrôle et de la distribution des semences de plantes fourragères.

Les deux premières communications — G. NILSSON-LEISSNER (Suède) et F. R. HORNE (Grande-Bretagne) d'une part, C. HUTIN (France) d'autre part — ont envisagé les problèmes posés par la certification variétale des semences à la lumière des résultats obtenus dans le cadre de l'O. E. C. E. en vue de l'élaboration d'un système international de certification des semences de plantes fourragères destinées au commerce international. Les travaux poursuivis depuis 1954 ont abouti à un système cohérent appliqué, à l'heure actuelle, par dix-neuf pays européens mais dont l'extension à d'autres pays est déjà en voie de réalisation. Le principal intérêt du système est probablement d'avoir introduit et fait adopter des définitions simples, mais précises, des différentes catégories de semences, ce qui devrait éviter toute confusion, à l'avenir, dans les échanges entre pays, échanges qui se développent de plus en plus. D'autre part, les opérations de contrôle indispensables à l'obtention de semences appartenant bien à la variété annoncée ont été prescrites et doivent être strictement appliquées par les pays participants.

L'exposé de G. W. G. BRIGGS (Grande-Bretagne) a passé en revue les problèmes posés par la production et la distribution des semences de variétés sélectionnées de plantes fourragères. Le développement de l'emploi de ces variétés techniquement souhaitable est freiné par un certain nombre de facteurs, tant techniques qu'économiques ou même politiques, qui ont une action plus ou moins directe sur les prix de vente au détail. La régularisation de l'approvisionnement du marché est un facteur essentiel qui nécessite, dans l'état actuel des choses, une meilleure connaissance des éléments de l'offre et de la demande. C'est pour apporter une réponse partielle à cette question, que la réunion plénière du Congrès a adopté une résolution présentée par le Prési-

dent de la Section C. S. GARRISON, demandant à la F. A. O. de promouvoir le développement et la compilation des statistiques concernant les semences sur le plan national et international.

L'examen par R. LANDI des conditions de la production des semences fourragères en Italie, a montré que dans chaque pays les problèmes mentionnés ci-dessus se retrouvaient à l'échelon national.

Enfin, les deux autres communications ont rapporté des résultats expérimentaux obtenus dans l'étude de l'évolution des variétés synthétiques multipliées en dehors de leur région d'origine. La confrontation des deux exposés a entraîné une discussion particulièrement intéressante.

En effet, le professeur Otto VALLE (Finlande) a montré que la multiplication d'une variété finlandaise de Trèfle violet en Californie était possible sans évolution du type variétal, à condition d'observer quelques précautions. Par contre Horton M. LAUDE et E. H. STANFORD (U. S. A.) ont observé une évolution rapide et très marquée des fréquences de certains gènes dans des variétés synthétiques de Trèfle blanc Ladino.

Il semble que ces différences apparentes de comportement soient dues, non pas à des différences fondamentales dans le matériel végétal utilisé dans les deux séries d'expériences, mais plutôt à une différence dans l'échelle et la précision des mesures.

L'utilisation de caractères morphologiques à hérédité simple pour le contrôle des variétés et leur évolution est une méthode extrêmement sensible dont il est nécessaire de connaître les limites si on veut l'utiliser efficacement sans aboutir à un refus généralisé de tous les lots de semences produits.

IV. — Amélioration et exploitation des prairies.

(J. REBISCHUNG)

Il semble difficile et surtout assez illogique de présenter, de façon séparée, le résumé des rapports étudiés dans ces différentes sections. En effet, la connaissance de la physiologie des diverses espèces ou variétés utilisées ou existant à l'intérieur des prairies devrait constituer la base d'élaboration des projets expérimentaux et de l'exploitation des résultats enregistrés. Il est donc normal que des agronomes ayant entrepris des études de physiologie soient tentés d'envisager quelles conséquences pratiques peuvent découler des résultats de leurs travaux. Réciproquement, ceux qui doivent participer à la réalisation d'un programme d'amélioration de la production fourragère et qui constatent l'inexistence de données fondamentales sur les espèces qui leur semblent importantes à priori, englobent dans leurs activités une part de travaux de recherche ou d'expérimentation se rattachant surtout à la discipline « Physiologie ».

On peut regretter que de nombreux programmes d'amélioration de la production fourragère établis de façon générale pour des zones s'étendant des régions polaires septentrionales et australes à l'Equateur, en passant par celles des steppes plus ou moins arides des U. S. A., de l'Argentine ou de l'U. R. S. S. n'aient pu l'être qu'en fonction de considérations trop vagues et trop « pratiques » ou de données expérimentales réduites.

Il en est de même pour les projets élaborés en faveur des régions montagneuses bien que H. F. HEADY se soit plu à souligner que les résultats généraux et les techniques mises au point en zone tempérée sont applicables dans leurs grandes lignes, aux régions semi-arides de l'Est de l'Afrique.

Partout, d'ailleurs, on prête une attention particulière aux problèmes suivants :

— facilité d'implantation des espèces à préconiser, ce qui détermine souvent leur choix.

— modalités de préparation du sol et, parmi elles, destruction préalable de tout ou partie de la végétation existante, soit à l'aide de moyens mécaniques effectuant un travail plus ou moins complet, soit à l'aide d'herbicides nouveaux où déjà connus, mais utilisés en combinaison les uns aux autres et à diverses époques, soit même par écobuage.

— modalités de réalisation des semis, intérêt de la technique de la localisation des fumures lors de l'implantation, donc du semis en lignes ou en bandes toujours préférable au semis à la volée.

Restent ensuite les problèmes de choix des associations à implanter, de systèmes d'exploitation et d'entretien (fumure surtout) à appliquer aux cultures en place, enfin de répercussions des divers facteurs précédents sur la fertilité du sol ayant porté des herbages.

Associations à mettre en place.

Leur composition doit être choisie en fonction des conditions écologiques dans lesquelles elles seront implantées (D. A. Zabello : U. R. S. S.). A l'échelle même de l'espèce il est utile de tenir compte de la variabilité de réponse aux principaux facteurs du climat, ainsi que le soulignent C. E. Iversen et G. Meijer, K. F. Nielsen et ses collaborateurs à propos de la Luzerne, R. Koblet et B. Nuesch pour le Trèfle violet et spécialement le Mattenklee, D. Bommer pour le Fromental. En complément, bien sûr, une meilleure définition des conditions climatiques dans lesquelles on travaille et de leur mode d'action, s'imposerait : S. S. Sain (énergie lumineuse reçue) A. Isotalo (limites caractéristiques du climat arctique) J. Caputa et S. H. M. Agababjan (facteurs limitants en zone de montagne) G. Stanhill (quantité d'eau disponible dans le sol — évapotranspiration) s'y sont attachés.

Il est de coutume d'implanter des associations et non des cultures pures d'une seule espèce. Des phénomènes de compétition peuvent devenir facteurs limitants de la production. I. V. Hunt envisage leurs conséquences générales : T. Yamada et S. Horiuchi se sont particulièrement intéressés à leurs effets quantitatifs, démontrant notamment que les caractères affectés ne sont généralement pas ceux qui sont liés à l'élongation des organes des végétaux en place ; J. Waren Wilson estime que la disposition dans l'espace des surfaces foliaires est l'un des déterminants de l'agressivité d'une plante ou peut être la cause essentielle de la limitation de sa productivité et de celle d'une association.

Exploitation des prairies.

Les bases biologiques de l'exploitation des Ray-grass anglais sont définies dans la communication de P. Jacquard et E. Huokuna précise que le degré d'intensité d'exploitation, mesuré par la hauteur des chaumes laissés après une coupe, doit être surveillé et peut agir assez nettement sur la capacité de production d'un Dactyle. Il rejoint là des conclusions déjà anciennes de Sprague et Sullivan.

De telles études justifient les mesures de surveillance des exploitations

de prairies en zone steppique évoquées par M. SAID ou l'adoption de systèmes particuliers de production tels que ceux que présenteront N. T. NECHAEVA et I. V. LARIN.

Naturellement, les modes d'exploitation imposés à des prairies naturelles à peuplement complexe se répercutent en général sur l'évolution de leur flore, ce que signalent R. T. COUPLAND, N. A. SKOGLUND et A. J. HEARD.

Ils agissent également à l'échelon de la plante elle-même, en modifiant l'importance de son système radiculaire car il y a corrélation entre la croissance des racines et celle des organes aériens (A. TROUGHTON). Pas de surprise donc à constater que la capacité d'absorption en certains éléments soit également modifiée lorsque l'on exploite un Ray-grass de façons différentes (H. V. KOONTZ et P. B. VOSE) ce qui se superpose d'ailleurs à un rythme de consommation d'acide phosphorique lié à la réalisation des diverses phases de croissance.

Fumure des prairies.

Quelques communications fondamentales méritent d'être signalées : de celle de R. D. WILLIAMS, il ressort que les racines coronales et séminales participent également à la nutrition des graminées, que toutes les racines d'une talle fournissent leur part à l'alimentation totale de la plante et que des phénomènes de « famine interne » peuvent se manifester, mais ils paraissent dûs plus à la réduction momentanée, au niveau des organes aériens, de la migration des substances absorbées, qu'à une carence fonctionnelle des racines.

Pour ce qui intéresse la nutrition autre qu'azotée, peu de connaissances nouvelles ont été exposées : notons seulement que le soufre a retenu l'attention de J. R. NELLER, surtout en ce qui concerne ses interactions ; N. S. TIVER note l'intérêt des chaulages préalables à l'implantation de prairies, dans la mesure où cette opération peut accroître les disponibilités en molybdène ou ramener celles de cuivre, zinc et manganèse à des niveaux normaux. Le calcium, par ailleurs, appliqué sur prairies naturelles pauvres, peut y accroître la fréquence de *Schoenus nigricans* signale W. E. MURPHY. Enfin, J. J. LEHR confirme que l'on ne peut espérer accroître la teneur en sodium des espèces qui l'absorbent volontiers, qu'en utilisant du nitrate de soude comme source de cet élément.

Toute une séance de travail était consacrée à la fertilisation azotée des prairies. Ici encore, une communication fondamentale : K. DILZ et J. W. WOLDENDORP utilisant N_{15} montrent que sur sol de prairies, 50 à 60 p. 100 seulement de l'azote apporté semblent être valorisés. La réponse des cultures fourragères à la fumure azotée est, toutes choses égales par ailleurs, fonction des disponibilités en eau (P. F. J. Van BURG et M. E. CASTLE et D. REID) mais aussi de l'abondance des Légumineuses, notamment du Trèfle blanc dans les gazons : J. O. GREEN et D. W. COWLING, P. D. SEARS, P. A. LINEHAN et J. LOWE. Il est possible d'enregistrer des performances comparables, parfois supérieures à celles d'une association balancée légumineuses-graminées, à l'aide de graminées seules recevant au moins 200 kgs d'azote par hectare et par saison, signalent J. B. WASHKO et L. F. MARRIOTT, même si ces performances sont estimées en produits animaux. Les risques d'accroissement de teneur en nitrate du fourrage fumé sont négligeables tant que l'on n'atteint pas de doses supérieures à 300 unités d'azote à l'hectare sur Dactyle, prétendent ces mêmes auteurs.

Les agronomes s'occupant des prairies avaient d'ailleurs deux autres soucis en examinant ces problèmes de fumure azotée :

l'un relatif à l'aspect économique de la production d'herbe,

l'autre, aux arrière-effets des cultures fourragères sur la fertilité du sol.

Prairies et fertilité du sol.

Souvent la « fertilité » d'un sol peut être conditionnée par sa structure. Sa restauration nécessite au moins un maintien des cultures fourragères en place pendant 3 à 4 années, prétend N. V. Kuksin et A. E. M. Hood précise qu'un équilibre doit être recherché dans les assolements si l'on désire conserver un bon potentiel de fertilité, l'effet améliorant des prairies cultivées étant d'ailleurs également en relation avec le système d'exploitation qui leur a été appliqué (R. Toomre).

S'il s'agit simplement d'envisager les modifications de richesse du sol en azote, facteur principal conditionnant les rendements des cultures entreprises aprés retournement des prairies (T. E. Williams, C. R. Clement, A. J. Heard), il convient de fumer et d'exploiter celles-ci de façon à y maintenir une forte proportion de légumineuses (E. D. Bumpus et R. G. Poultney), en surveillant particulièrement les apports en acide phosphorique et autres oligo-éléments importants pour elles : zinc, magnésium, cuivre, bore, par exemple. On peut arriver au même résultat, en utilisant de fortes doses d'engrais azotés au cours de l'existence de la prairie, tout en surveillant le régime hydrique du sol, surtout dans les zones de landes (E. Crompton).

Par ailleurs, B. Roscoe et J. S. Brockman ont constaté que, finalement, les sols de prairies permanentes étaient fort bien pourvus en acide phosphorique, qui a tendance à s'y accumuler.

V. — Problèmes divers.

Le sujet de la compétition entre espèces a évidemment été abordé à maintes reprises. Les travaux les plus intéressants mettent en évidence l'importance extrême de la concurrence au niveau des racines et donnent des techniques permettant d'analyser cette concurrence (R. D. Williams — Hurley). La biologie des racines en fonction des facteurs du milieu et les déséquilibres « production aérienne/alimentation radiculaire » font l'objet des exposés de Troughton (Aberystwyth) de R. D. Williams (Hurley) de Nielsen (Ottawa) de Stanhill (Israël).

Deux intéressantes approches d'une interprétation statistique ou mathématique de la compétition entre plantes ont été présentées, l'une par T. Yamada (Japon), l'autre par de Wit (Wageningen).

La plupart des expérimentateurs arrivent à cette conclusion que la productivité d'un herbage n'améliore généralement pas la production animale individuelle.

Sur le plan économique, seule une augmentation du chargement peut valoriser la production végétale par accroissement du rendement zootechnique à l'hectare. L'expérimentation fourragère utilisant l'animal comme instrument de mesure doit donc tenir compte de cet élément et avoir comme principe de base les opérations suivantes :

— estimation par prélèvement de la quantité de matière sèche mise à la disposition des animaux à un passage donné,

— chargement variable en fonction de la quantité de matière sèche disponible, mais toujours assez intense,

— interprétation des résultats sur la production animale parcellaire totale et non sur les données individuelles.

Des études de bilan azoté par apports d'engrais comparés à la fourniture biologique par association d'une légumineuse à la graminée, amènent les expérimentateurs de certains pays (Grande-Bretagne en particulier) à attribuer une importance prépondérante au Trèfle blanc. Il semble que ces résultats ne sont valables que lorsqu'on n'attribue pas une place majeure à la productivité fourragère par unité de surface.

Les indications précédentes négligent des discussions fort intéressantes sur des sujets relevant plutôt de la zootechnie (tétanie d'herbage, forme spumeuse de la météorisation, estimation de la quantité de fourrage ingérée par l'animal au pâturage). Elles ne peuvent, d'autre part, que donner un aperçu très incomplet de tous les éléments de détail apportés par ce VIII^e Congrès International des Herbages.

VI. — Originalité du Congrès.

Il est difficile de faire le bilan d'un Congrès aussi important. Les sujets abordés donnaient lieu à des exposés qui valaient non seulement par leur intérêt propre, mais par les discussions qu'ils suscitaient. Nous noterons sans étonnement qu'on y a beaucoup discuté des techniques de pâturage, mais aussi de l'alimentation des animaux à l'auge avec du fourrage vert avec suppression complète de la période de pâturage (o — grazing).

Les problèmes économiques étaient à l'ordre du jour dans une section spéciale (11 B) ; également l'emploi des techniques statistiques dans les recherches sur la prairie (section 14 B).

Nous nous bornerons à signaler l'activité des sections particulièrement orientées vers la zootechnie (la digestion à l'intérieur du rumen, les parasites internes de l'animal qui pâture, etc.).

En dehors des exposés particuliers, dont chaque participant avait un exemplaire à sa disposition, si nous avions à rappeler en quelques lignes les impressions qui se dégagent pour nous du Congrès, nous pensons qu'il faudrait insister d'une part sur une remarquable communication liminaire du Dr W. Davies, d'autre part sur les visites faites à l'occasion du Congrès dans la campagne anglaise voisine de Reading.

Le Dr W. Davies, qui dirige l'Institut sur les Herbages de Hurley a été associé depuis plus de trente ans aux recherches anglaises sur les prairies, mais il a également parcouru un très grand nombre de pays qui lui ont demandé son assistance technique pour orienter le développement de leurs cultures fourragères. Faisant la synthèse de sa longue expérience, le Dr W. Davies a tracé les étapes qui se retrouvent être partout les mêmes, de l'intensification fourragère, qu'il s'agisse des régions tempérées ou tropicales.

Le nomadisme est la forme primitive d'élevage ; il repose sur une exploitation très extensive de l'herbe de la prairie naturelle. Les types plus intensifs de pâturage de la prairie rationnelle cèdent peu à peu la place à des cultures plus productives : fourrages annuels, prairies artificielles ou prairies temporaires. L'intensification fourragère consiste toujours à passer du nomadisme ou de la cueillette de l'herbe par les animaux à sa culture rationnelle.

Sans doute ce résultat n'est-il pas facile à atteindre : on a toujours connu des résistances, finalement vaincues, au progrès des techniques.

Nos collègues qui œuvrent en Côte d'Ivoire éprouvent d'aussi grandes difficultés à conseiller les nomades du nord du pays à devenir cultivateurs, qu'à développer l'élevage chez les indigènes agriculteurs. Mais il n'en est pas moins vrai que les méthodes préconisées par l'école anglaise et les chercheurs français ont une valeur universelle, quelque différentes que puissent être les espèces cultivées et leur adaptation éventuelle.

Quant au niveau d'intensification fourragère dans la campagne anglaise aux environs de l'Institut de Hurley et de celui de Reading, un certain nombre d'entre nous s'en sont quelque peu étonnés. A beaucoup d'égards, la doctrine française de culture séparée d'une variété de graminée associée à une légumineuse nous est apparue comme beaucoup plus rationnelle.

Il semble que si les prairies temporaires ont une assez grande importance dans le secteur visité, elles ne soient ni très intensivement conduites, ni très fertilisées. Le Ray-grass anglais semble préféré au Dactyle, même dans cette zone assez sèche de l'Angleterre. On voit encore des Avoines, des Orges dont le rendement est inférieur à 20 Qtx/ha.

La raison nous en a été donnée : la Grande-Bretagne ne cherche pas à produire sur son sol plus de 60 p. 100 de son alimentation ; une marge importante doit être laissée aux importations (Nouvelle-Zélande, Danemark, etc...) dans le but d'exporter des produits industriels.

Ainsi s'explique qu'à côté de remarquables Instituts comme Hurley (une centaine de scientifiques), Aberystwyth, la vulgarisation ne puisse pas suivre, ni préconiser des solutions de grande intensification. On ne veut pas s'opposer aux techniques traditionnelles ; les quantités d'engrais utilisées sont généralement assez faibles, notamment en ce qui concerne l'azote. Il semble que souvent encore on en est au stade du « stick and dog farming ».

VII. — Conclusion.

Dans ce rapide exposé des travaux du VIII[e] Congrès International des Herbages, nous ne devons pas oublier que l'intérêt majeur de ces sortes de Congrès réside peut être dans les contacts personnels qui s'établissent entre des collègues français et étrangers.

C'est ainsi que les discussions avec nos collègues qui œuvrent dans les régions tropicales ont été particulièrement fructueuses. S'ils nous ont renseigné sur leur activité propre, nous avons pu leur dire comment le problème fourrager avait été abordé en France au cours des dernières années et quelles réalisations avaient pu être acquises.

De nombreux rapprochements ont pu être faits qui ont permis à nos collègues de préciser leur point de vue et de tirer bénéfice de nos expériences françaises. Avec nos collègues étrangers, les contacts ont été très actifs pendant toute la durée du Congrès.

Enfin, le Dr W. DAVIES, dans un souci de coopération internationale, a envisagé de regrouper toutes les associations fourragères d'Europe, ou même du Monde. A la réunion convoquée à cet effet, il est vite apparu que les diverses associations n'avaient ni les mêmes objectifs, ni le même niveau technique et que pour l'instant, les « Herbage Abstracts » constituaient le seul organe de liaison entre les différents spécialistes fourragers du monde entier.

Nous citerons, parmi ces associations fourragères : l'Association Suisse pour le Développement des Cultures Fourragères qui a vingt cinq ans d'âge, la British Grassland Society, l'Association Française pour la Production Fourragère. Une association espagnole est en voie de formation. Les Italiens et les Allemands envisagent des créations analogues.

En terminant ce bref compte-rendu, nous rappellerons que le prochain Congrès International se tiendra en 1963 au Brésil, pays adopté après un vote destiné à préciser parmi les trois nations : Argentine, Brésil, Finlande, quelle serait celle choisie pour la prochaine réunion. La périodicité des Congrès sera modifiée ; elle était jusqu'ici de 4 ans. Il a été jugé opportun de scinder ce temps par un Congrès restreint qui se tiendra tous les 2 ans.

CHRONIQUE DES LIVRES

AUFHAMMER G., BERGAL P. and HORNE F. R. — *Barley varieties. E. B. C.* (Elsevier Publishing Company, Amsterdam, London, New-York, Princeton, 159 pp., 1958).

Cet ouvrage a été publié en vue de donner, pour une quarantaine de variétés faisant l'objet d'échanges internationaux fréquents, une description détaillée faisant autorité. Cette publication a été faite sous l'égide du Comité des Orges de l'European Brewery Convention.

Au début, on ne trouve pas, comme dans les traités de systématique, une nomenclature explicative des caractères utilisés ; ceux-ci sont résumés sous la forme de dessins indiquant l'endroit précis où ils doivent être observés. De même, dans cette publication, uniquement descriptive, on ne trouve pas de clé de détermination.

Pour chaque variété classée par ordre alphabétique, une fiche a été dressée. Une photographie de l'épi et du grain accompagne le texte.

Les caractères morphologiques étudiés sont les suivants :

Aspect général de l'épi (nutans ou erectum, à deux ou à six rangs, etc...) et caractères du rachis.

Caractères du grain : aspect général, forme de la base de la glumelle, longueur de la baguette, denticulation des nervures dorsales, pilosité du sillon et grandeur des lodicules.

Caractères de la plante en végétation : port à la montée, caractères des limbes et gaines ; dimension de la paille.

Les caractères culturaux retenus intéressent le type de développement (printemps ou hiver, précoce ou tardif), l'aptitude au rendement (grain et paille) et la résistance à l'oïdium.

La partie réservée aux caractères technologiques est assez importante et donne des indications intéressantes sur : le poids de mille grains, l'azote total, la finesse des pellicules, l'importance de la dormance, le pouvoir diastasique, l'activité protéolytique, le rendement en extrait et les aptitudes au maltage.

Cet ouvrage doit permettre aux spécialistes de l'orge de vérifier facilement l'authenticité des variétés.

P. J.

Le Directeur Gérant : M. L. CAGNAC.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 19-6-1961.

Dépôt légal : 2e trimestre 1961 *N° d'impression : 782*

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (2), 113-298.

vol. 11 - n° 2 - 1961

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LA MATURATION DES GRAINES D'ARBRES FRUITIERS A NOYAU

P. REMY
Station de Recherches d'Arboriculture fruitière, d'Œnologie et de Viticulture, Angers.

8 A

PLAN DU MÉMOIRE

INTRODUCTION

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOGENÈSE DU JEUNE PLANT D'ARBRE FRUITIER

CHAPITRE I.

MÉTHODES D'ÉTUDE DE LA VITALITÉ DE L'EMBRYON

Technique de germination
- Flacons de germination
- Milieu de germination
- Préparation de l'embryon
- Conditions auxquelles les sujets se trouvent soumis

Discussion sur l'emploi des désinfectants
- Mélange du fongicide au milieu gélosé
- Poudrage de l'embryon
- Trempage des embryons

Matériel végétal utilisé
Rôle des téguments de la graine
Rôle des cotylédons

CHAPITRE II.

FORMATION DU FRUIT ET DE LA GRAINE

CHAPITRE III.

ÉVOLUTION PHYSIOLOGIQUE DE L'EMBRYON PENDANT LA FORMATION DE LA GRAINE.

Pêcher
- A. Variété S. 491-1
- B. Variété Belle de la Croix-Rouge
- C. Hybride amandier × pêcher

Prunier européen..
Conclusion.

CHAPITRE IV.

PHÉNOMÈNE DE NANISME PHYSIOLOGIQUE DES JEUNES PLANTS

Chapitre V.

Modification du nanisme physiologique par l'action de divers facteurs physiques

I. — Action des basses températures
- sur graines sèches
- sur graines humides
- sur embryons isolés prélevés à leur maturité
- sur embryons isolés prélevés au cours de leur maturation
- sur jeunes plantes

II. — Action simultanée du froid et de la lumière: comparaison avec l'action du froid seul
- Pêcher S. 305-1
- *Prunus Davidiana* S. 1490
- Abricotier Caninos A. 73
- Conclusion générale de l'essai

III. — Action de la lumière

IV. — Conclusion

Chapitre VI.

Modification du nanisme physiologique par l'action de divers facteurs chimiques

I. — Action de diverses substances de croissance, autres que l'acide gibberellique
- Premier essai.
 - Hybride amandier × pêcher, souche S. 626
 - traitement des embryons non stratifiés
 - traitement des embryons stratifiés
 - *Prunus Davidiana, souche S.* 1490
 - Prunier européen, Stark Green Gage, souche P. 459
 - traitement des embryons non stratifiés
 - traitement des embryons stratifiés.
- Deuxième essai
 - traitement des graines non stratifiées
 - traitement des graines stratifiées
- Troisième essai.

II. — Action de l'acide gibberellique
- Action de l'acide gibberellique sur la vitesse de germination des embryons.
 - Abricotier, variété Caninos
 - Cerisier, variété Bigarreau Napoléon
 - Pêcher, souche S. 305-1.
 - Observations diverses
- Action de l'acide gibberellique sur les phénomènes de nanisme physiologique
 - A. Action sur les anomalies foliaires
 - *a*) Traitement des fruits
 - *b*) Traitement des embryons pendant leur germination
 - B. Action sur l'allongement de l'épicotyle
 - *a*) Traitement des fruits
 - *b*) Traitement effectué avant ou pendant le germination
 - *c*) Traitement effectué après la germination
 - C. Action sur les phénomènes de dormance.
 - *a*) travaux effectués sur le cerisier
 - *b*) travaux effectués sur le pêcher
 - *c*) travaux effectués sur le prunier Reine-Claude
 - *d*) travaux effectués sur *Prunus humilis*
- Action de l'acide gibbérellique sur des plants ayant subi la postmaturation
- Conclusion

Conclusion

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHE DES FACTEURS DE LA MORPHOGENÈSE DU JEUNE PLANT D'ARBRE FRUITIER

CHAPITRE I.

HISTORIQUE

- Définitions
- Principales hormones de croissance actuellement connues
- Les hormones de croissance isolées chez les arbres fruitiers

CHAPITRE II.

MÉTHODES D'ÉTUDE

- Traitement de l'extrait et chromatographie
 - Précautions générales
 - Préparation du matériel végétal
 - Extraction proprement dite
 - Séparation et purification des substances acides
 - Séparation et purification des substances non acides
 - Cas particulier des extraits riches en pigments
 - Chromatographie sur papier
- Examen des chromatogrammes
 - Examen en lumière ultra-violette
 - Emploi de réactifs chimiques spécifiques
 - Analyse du chromatogramme par le test biologique « élongation de fragments de coléoptiles d'avoine »
 - préparation de l'avoine
 - préparation des solutions à essayer
 - préparation des coléoptiles et essai proprement dit
 - obtention des résultats
- Contrôle de la méthode d'étude

CHAPITRE III.

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE PENDANT LA FORMATION DE LA GRAINE

- Abricotier (variété Caninos)
 - albumen et téguments : fraction acide
 - albumen et téguments : fraction neutre
 - embryon : fraction acide
 - embryon : fraction neutre
- Pêcher (souche S. 305-1)
 - fraction acide
 - fraction neutre
- Conclusion

CHAPITRE IV.

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE PENDANT LA POST-MATURATION DE L'EMBRYON PAR LE FROID

- Abricotier
- fraction acide
- fraction neutre
- remarque

Pêcher
fraction acide
fraction neutre
Prunier européen
fraction acide
fraction neutre
Conclusion

CHAPITRE V.

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE PENDANT LA GERMINATION

Abricotier (embryons non stratifiés et embryons stratifiés)
fraction acide
fraction neutre
Pêcher (embryons non stratifiés)
fraction acide
fraction neutre
Conclusion

CHAPITRE VI.

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE A LA SUITE D'UN TRAITEMENT PAR L'ACIDE GIBBERELLIQUE

CONCLUSION

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

BIBLIOGRAPHIE

ADDENDUM Mise à jour au 1er Janvier 1961

INTRODUCTION

Les botanistes considèrent que la germination de la plupart des graines nécessite l'action simultanée de trois conditions du milieu : une humidité importante, la présence d'oxygène et une température convenable.

En outre, dans de nombreux cas, des graines fraîchement récoltées, bien que placées dans ce milieu favorable, ne germent pas avant d'avoir subi des modifications internes provoquées par des variations dans le milieu extérieur. Elles restent en dormance, c'est-à-dire au repos.

Avant que la germination d'une graine ne puisse s'effectuer, un traitement est donc souvent nécessaire pour provoquer la disparition de la dormance, la « levée » de la dormance.

Les spécialistes distinguent plusieurs types dans les phénomènes de dormance, suivant les moyens qu'ils utilisent pour les faire cesser.

Un premier cas, que l'on rencontre chez de nombreuses Légumineuses, est celui de graines à téguments très durs, absolument imperméables. Une scarification mécanique ou un traitement chimique ramollissant ces téguments permettent à l'eau et à l'air d'atteindre l'embryon dont la germination peut alors se produire. Sans cette intervention, les graines peuvent attendre pendant des années avant de germer.

Dans d'autres cas, l'embryon manque d'oxygène et la graine doit être traitée par une atmosphère enrichie en oxygène pour pouvoir germer. Ce phénomène est très étudié chez le genre *Xanthium*, où les deux graines d'un fruit ont des besoins différents, l'une des graines germant une année plus tard que l'autre.

Un troisième cas est fourni par les graines dont la germination est favorisée ou provoquée par un traitement par certaines radiations lumineuses.

Le quatrième cas, vaste et complexe, est celui des graines demandant un traitement préalable par le froid avant leur germination. Cette classe comprend les graines de nombreuses Rosacées et Conifères. Chez certaines espèces, l'embryon est normal et germe en donnant une plantule normale dès que les basses températures ont permis l'éclatement des téguments. Chez d'autres espèces, et particulièrement parmi les Rosacées, l'embryon ne donne pas naissance à une plante normale lorsque ses téguments ne le gênent plus, mais à une plante paresseuse et chétive, à moins qu'il n'ait été lui-même soumis pendant plusieurs semaines à une basse température. Ce traitement aboutit à une post-maturation physiologique de l'embryon et permet d'obtenir une plante normale. Dans ce cas, les téguments ne jouent qu'un rôle secondaire et la dormance de la graine est liée à celle de l'embryon.

C'est ce dernier phénomène que nous avons étudié de 1952 à 1958 sur les graines de quelques espèces d'arbres fruitiers à noyau, appartenant toutes au genre *Prunus*. Nous avons essayé de préciser, suivant les espèces, comment se caractérise et se manifeste la dormance de l'embryon et par quels moyens, physiques ou chimiques, il est possible de la modifier ou de la supprimer.

De nombreuses transformations chimiques se produisent dans les constituants de la graine pendant sa dormance et pendant sa post-maturation. Il est établi depuis plusieurs années que les réserves des graines sont transformées en composés plus simples pendant la post-maturation. Il en est de même de l'activité de nombreuses diastases ou de la présence de certains acides aminés ; nous n'avons pas abordé ces sujets. Nous n'avons étudié que les hormones végétales présentes dans les amandes d'arbres fruitiers, en essayant de préciser leur rôle dans le phénomène de la dormance.

Dans la présentation de nos recherches, la première partie traite de la morphogenèse du jeune plant. Elle a pour objet l'étude du phénomène de la dormance en fonction du degré de maturité de l'amande et de l'action sur cette dormance de différents facteurs du milieu, particulièrement les basses températures et l'acide gibberellique.

La deuxième partie est consacrée au déterminisme auxinique de ces phénomènes.

L'ensemble de ces travaux a été conduit avec la collaboration technique de C. CACHET, Agent technique principal de l'I.N.R.A.

Les clichés sont de P. RÉMY et P. LEBRUX

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOGENÈSE DU JEUNE PLANT D'ARBRE FRUITIER

CHAPITRE I

MÉTHODE D'ÉTUDE DE LA VITALITÉ DE L'EMBRYON

Les travaux de H. B. TUKEY (90) [1] effectués à la station de recherche agronomique de Geneva (New York State Experiment Station) ont montré que des embryons adultes de cerisier provenant de graines dont les téguments ont été enlevés sont capables de germer lorsqu'ils sont placés dans des conditions de milieu favorables et à l'abri des contaminations. L'embryon se développe en plantule, puis devient un jeune plant parfaitement viable. TUKEY réussit même à obtenir des plants à partir d'embryons de variétés précoces dont les semences restent stériles si on les traite par la méthode classique des pépiniéristes : stratification en hiver à l'humidité, puis germination au printemps.

A la suite de TUKEY (90, 93, 94, 98), de nombreux auteurs ont appliqué la même méthode, mais en y apportant des modifications plus ou moins importantes suivant l'objectif et les conditions de leurs recherches. TUKEY utilise un milieu de germination gélosé, nutritif et stérilisé. DAVIDSON (27, 28) et BLAKE (9) emploient une technique très voisine avec des embryons de variétés précoces de pêcher. Leur réussite permet de prendre ces variétés comme géniteurs femelles dans leurs travaux d'hybridation.

Miss FLEMION (30, 31, 32) obtient la germination d'embryons d'un grand nombre d'espèces en les déposant sur papier filtre ou sur mousse ; elle a travaillé particulièrement avec les Rosacées suivantes : *Chaenomeles* (*Cydonia*) *japonica*, *Crataegus* sp., *Lyonothamnus floribundus*, *Malus* sp., *Prunus* sp. (9 espèces), *Pyrus* sp., *Rhodotypos kerrioides*, *Rosa* sp. et *Sorbus aucuparia*. Miss FLEMION applique cette méthode dans ses études sur la dormance des graines et dans les essais de germination servant à déterminer rapidement le pouvoir germinatif de lots commerciaux de semences.

Von VEH (100) obtient la germination d'embryons de cerisier et de pommier en les plaçant sur du liège granulé mis à flotter sur de l'eau. Plus récemment, LAMMERTS (48), GILMORE (37), DANIELSSON (25), NICKELL (68), HESSE et KESTER (42, 45 et 46), BRAAK (11), emploient la méthode de germination rapide en conditions aseptiques soit pour des études de physiologie, sur lesquelles nous reviendrons, soit pour des études de génétique.

Nous nous sommes, quant à nous, beaucoup inspiré de la méthode de TUKEY (93, 98), en l'adaptant à nos besoins particuliers et en essayant de la simplifier. Nous expliquerons successivement les différentes phases de la technique que nous avons utilisée : préparation et stérilisation du milieu de germination, préparation de l'em-

[1] Les nombres entre parenthèses correspondent aux numéros des références bibliographiques citées à la fin de ce travail.

bryon et sa désinfection, conditions de germination, conditions de culture après la germination.

Technique de germination.

La germination de l'embryon s'effectue dans des flacons de verre contenant un milieu gélosé, l'ensemble ayant été stérilisé par la chaleur.

FLACONS DE GERMINATION.

Nous avons adopté des flacons en verre, d'un volume de 125 cc, fermant par un couvercle vissé en aluminium. Leur col doit être aussi large que possible afin de faciliter les opérations d'ensemencement. Des flacons de ce type sont recommandés par TUKEY qui les préfère à des tubes à essai fermés par du coton ou à des boîtes de Petri.

Nous avons adopté une méthode simple de préparation de ces flacons qui permet d'éviter leur stérilisation dans un autoclave et qui est la suivante : pendant 24 à 48 heures, les flacons sont remplis de mélange sulfo-chromique (60 g de bichromate de potassium en solution dans 1 litre d'acide sulfurique dilué de moitié), solution utilisée pour le nettoyage de toute la verrerie de laboratoire. Ils sont ensuite rincés à grande eau et placés humides dans une étuve à 150° C, pendant une nuit ou plus. Enfin les flacons ne sont retirés de l'étuve que pour être remplis, encore chauds, avec le milieu de germination, lui-même à une température voisine de 80° C. Les couvercles métalliques ont été stérilisés par ébullition pendant 30 minutes dans une solution d'eau de Javel et sont vissés immédiatement sur les flacons, sans rinçage.

MILIEU DE GERMINATION.

Le milieu est constitué par une solution de gélose dans l'eau ordinaire, à la concentration de 8 à 10 g par litre. Une concentration plus faible en gélose ne permet pas une solidification suffisante pour supporter l'amande ; celle-ci s'enfonce dans le milieu et s'asphyxie. Une concentration plus forte (au delà de 2 p. 100) ne convient pas non plus ; TUKEY indique en effet qu'il peut alors se manifester une compétition entre le milieu et l'embryon pour l'absorption de l'eau, la gélose concentrée retenant fortement l'eau.

Nous n'avons utilisé que ce milieu élémentaire d'eau et de gélose. Les résultats des auteurs étant souvent contradictoires, nous n'avons ajouté aucun corps complémentaire qui aurait rendu le milieu plus favorable : ni sucres, ni sels nutritifs, ni composés oligodynamiques, les embryons ayant en général suffisamment de réserves dans leurs cotylédons pour être autonomes pendant plusieurs semaines.

La stérilisation du milieu de culture peut être obtenue à l'autoclave à 120° C, la solution de gélose se trouvant dans le flacon bouché. Dans la méthode que nous avons finalement adoptée, la solution de gélose, après ébullition prolongée pendant 20 minutes, est versée chaude dans le flacon qui sort de l'étuve et qui est bouché immédiatement (35 cc de solution par flacon de 125 cc). L'expérience montre qu'il n'y a pas de contaminations pendant ces opérations qui se déroulent à une température de 80 à 90° C.

L'avantage de cette méthode simple est qu'on ne dépasse pas la température de 100° C, ce qui peut permettre d'étudier, en mélange au milieu de culture, l'action de certains composés organiques détruits par la stérilisation à l'autoclave. Dans les cas où les produits organiques ajoutés seraient hydrolysés par l'ébullition, on peut en préparer une solution dans des conditions aussi aseptiques que possible (dans l'alcool ou dans de l'eau distillée), puis la mélanger à la solution de gélose stérilisée au moment où on la verse dans les flacons de germination. Nous en verrons des applications par la suite.

PRÉPARATION DE L'EMBRYON.

Le cas le plus courant est celui où la graine s'est desséchée dans le noyau qui a été prélevé dans le fruit mûr l'été précédent. La conservation des graines à l'intérieur des noyaux dans les conditions du laboratoire se révèle satisfaisante : elles gardent tout leur pouvoir germinatif pendant une année. Les variations de température et d'humidité sont en effet peu importantes dans un laboratoire et les graines s'y maintiennent au repos.

Pour la mise en germination rapide des embryons, on procède aux opérations suivantes :

a) Séparation de la graine et de l'endocarpe. On fend celui-ci le long de son plan de suture. On utilise pour cela un marteau ou un casse-noisette, suivant la dimension du noyau, en évitant bien entendu de blesser la graine.

b) Gonflement de la graine dans de l'eau stérile pendant une durée variant de 8 à 24 heures ; les téguments sont alors faciles à enlever car ils n'adhèrent plus aux cotylédons.

c) Séparation de l'embryon et des téguments de la graine. Elle s'effectue avec un scalpel, ou des pinces stérilisées à la flamme, ou encore avec les doigts lavés à l'eau et au savon (1). On commence l'opération par la zone la plus éloignée de la pointe, c'est-à-dire par la région de la chalaze, afin de ne pas blesser la radicule qui est très fragile. Une blessure légère sur les cotylédons n'a apparemment aucune importance ; il est cependant préférable de l'éviter. Il faut également prendre la précaution d'enlever les restes du nucelle et de l'albumen, en particulier une sorte de plaque cornée qui protège la radicule et qui est beaucoup plus importante chez le cerisier et le prunier que chez le pêcher et l'abricotier.

d) Désinfection de l'amande. Pour des raisons de commodité et d'efficacité, nous avons choisi comme solution désinfectante une solution d'eau de Javel. L'eau de Javel du commerce, titrant 11°, est diluée à 2 p. 100 avec de l'eau déminéralisée. Les embryons sont laissés 5 à 10 minutes dans cette solution, sans préjudice pour leur vitalité. Des essais récents indiquent cependant que l'eau de Javel a un effet retardateur sur la germination. Il semble que l'on obtienne une très bonne désinfection avec de l'eau oxygénée utilisée pure ou avec du thirame à 0,4 p. 100, le traitement étant maintenu pendant 10 minutes.

e) Mise en flacons pour la germination. L'embryon ainsi désinfecté est déposé sur une cuillère de porcelaine stérilisée à la flamme. Le flacon, tenu dans la paume de la main gauche, est débouché au-dessus d'une flamme, afin d'éviter toute conta-

(1) L'expérience a montré que la désinfection des mains par l'alcool est inutile.

mination, et entr'ouvert juste assez pour laisser le passage de la cuillère et de l'embryon le couvercle étant tenu entre pouce et index gauches. L'embryon est déposé sur le milieu gélosé, le flacon est rebouché et passé extérieurement à la flamme.

En principe, on place un embryon dans chaque flacon. Certaines de nos observations, effectuées avec des amandes de pêcher et d'abricotier, indiquent en effet que si l'on place deux embryons par flacon, il arrive souvent que l'un des deux seulement germe. On ne peut faire que des hypothèses sur ce phénomène, déjà signalé par TUKEY (98). Par contre, avec des embryons petits, comme ceux du cerisier, on peut sans inconvénient en mettre deux par flacon.

Les embryons ont tendance à se plaquer contre la paroi du flacon. On y remédie en plaçant l'embryon à plat sur le milieu de germination, ou en le décollant de la paroi de verre par des chocs appliqués au flacon.

L'ensemble de ces opérations peut être simplifié dans le cas particulier où l'embryon est prélevé à l'état frais dans le fruit. La graine n'a eu l'occasion ni de se dessécher, ni de se contaminer à l'intérieur du fruit. Aussi peut-on éviter de désinfecter l'embryon avec des produits chimiques qui sont tous plus ou moins phytotoxiques. Il suffit de prendre un minimum de précautions en isolant l'embryon pour qu'aucune contamination n'ait lieu. En opérant dans les conditions suivantes, on a obtenu en moyenne 2 contaminations seulement pour 100 embryons prélevés à la maturité du fruit (abricotier, cerisier, pêcher) et mis à germer sur milieu gélosé :

a) Le laboratoire et la table de travail sont propres, sans poussière ni courant d'air.

b) On allume trois becs Bunsen pour établir et maintenir au-dessus de la table de travail un courant ascendant d'air chaud qui évite toute chute de poussière sur les embryons.

c) L'opérateur place les graines à l'abri de la poussière dès qu'il les a sorties du noyau. Il enlève les téguments de chaque graine, mettant ainsi l'embryon à nu, et il le place dans de l'eau distillée.

d) Enfin, il procède à la mise en flacon.

CONDITIONS AUXQUELLES LES SUJETS SE TROUVENT SOUMIS.

Les flacons contenant les embryons sont placés soit au laboratoire, soit en serre, à la lumière du jour et à une température de 15 à 20° C. Il faut éviter les températures plus élevées qui gênent parfois la germination ; c'est pourquoi les flacons sont protégés de l'insolation directe et maintenus à l'ombre.

La germination se manifeste plus ou moins rapidement, parfois en trois ou quatre jours, parfois au bout de deux semaines, voire plusieurs semaines. Elle est cependant assez homogène pour l'ensemble d'un lot d'embryons.

Une fois la germination suffisamment avancée, lorsque le jeune plant a une racine de 4 à 5 cm sur laquelle apparaissent quelques racines secondaires et un épicotyle portant quelques feuilles, il est transplanté dans un compost stérilisé contenant 50 p. 100 de sable (stérilisation à la vapeur pendant 20 minutes) en pots de 7 cm de diamètre. Si l'on craint des contaminations, la face inférieure des coty-

lédons ainsi que l'hypocotyle sont enrobés de produits anticryptogamiques (ferbame, thirame). Pendant les trois premiers jours, le plant est maintenu sous cloche, afin d'éviter une variation trop rapide du degré hygrométrique qui lui serait fatale. On utilise comme cloche les flacons qui ont servi à la germination. Après ces trois jours, le plant est peu à peu aéré et s'adapte aisément au milieu de la serre. Il faut toujours éviter le plein soleil (fig. 1).

L'équipement de la serre permet de contrôler en partie le milieu et notamment la température en hiver. La lumière du jour peut être complétée par un éclairement par des lampes à vapeur de mercure à basse pression. Ces lampes sont distantes de 2 m environ de la surface du sol où sont posés les pots contenant les jeunes plants.

Deux sortes de parasites importants peuvent envahir les cultures en serre :

— les pucerons et araignées rouges (contre lesquels on lutte avec succès en utilisant des pulvérisations ou des fumigations d'esters phosphoriques) ;

— l'oïdium, cryptogame très difficile à combattre en serre, car les conditions de ce milieu sont idéales pour son développement. Contre l'oïdium, nous avons utilisé, sans jamais obtenir un succès total, des pulvérisations de permanganate de potassium à la concentration de 1 g par litre, de soufre mouillable, de karathane.

On rencontre parfois des accidents de végétation qui sont préjudiciables à la plupart des observations mais qui n'amènent pas la mort des jeunes plants. Il s'agit surtout d'un brunissement de la tige, au niveau de la quatrième ou de la cinquième feuille, suivi de la mort du méristème terminal. Un bourgeon axillaire de la base de la tige se met alors en végétation (fig. 2). Cet accident se manifeste surtout lorsque la jeune plante est encore sur gélose, avant le repiquage en terre. Certains lots d'embryons y sont beaucoup plus sujets que d'autres et il n'a pas été possible jusqu'à maintenant d'en entrevoir les causes probables. Il semble, d'après nos observations, que cet accident se produise soit avec des plantes à croissance très lente restant longtemps sur milieu gélosé, soit avec des plantes à croissance rapide, soit encore avec des plantes soumises à une faible luminosité. Mais rien n'est absolument certain, bien que l'on puisse envisager le manque ou l'excès de gaz à l'intérieur des flacons (oxygène, anhydride carbonique), le manque de stratification, l'excès de stratification, le manque de lumière, l'alimentation défectueuse. Aucune étude n'a été entreprise sur ce problème, qui n'est signalé, en dehors de nos travaux, que par GILMORE (37).

Discussion sur l'emploi des désinfectants.

Nous avons déjà vu que des embryons, prélevés dans des fruits frais et mis en germination immédiatement, n'étaient pas contaminés ; à l'origine, ils sont donc stériles. Par contre, pendant la dessication du noyau et de la graine, il se produit des contaminations plus ou moins importantes suivant les conditions de milieu, qui rendent obligatoire une désinfection dont la durée doit être limitée si l'on veut maintenir un pouvoir germinatif élevé.

Les résultats suivants, extrait des travaux de TUKEY (98), montrent l'effet d'une solution d'hypochlorite de calcium titrant 20 g de chlore par litre sur le pour-

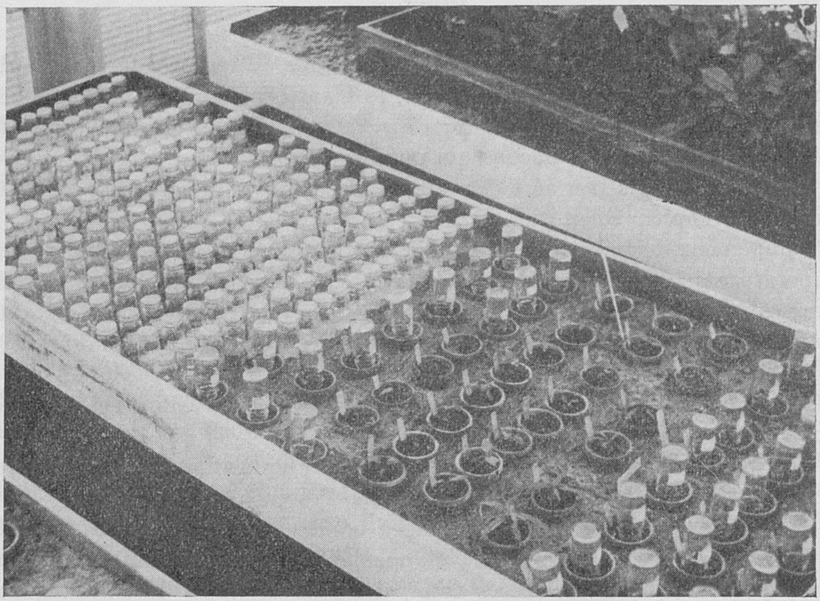


FIG. 1. — *Vue partielle des couches où se font la germination des embryons et la culture des jeunes plants. On remarque les flacons retournés sur les jeunes plants qui viennent d'être transplantés dans du compost ; cette précaution pendant 3 ou 4 jours évite la fanaison rapide de la plante, non adaptée aux variations d'hygrométrie du milieu.*

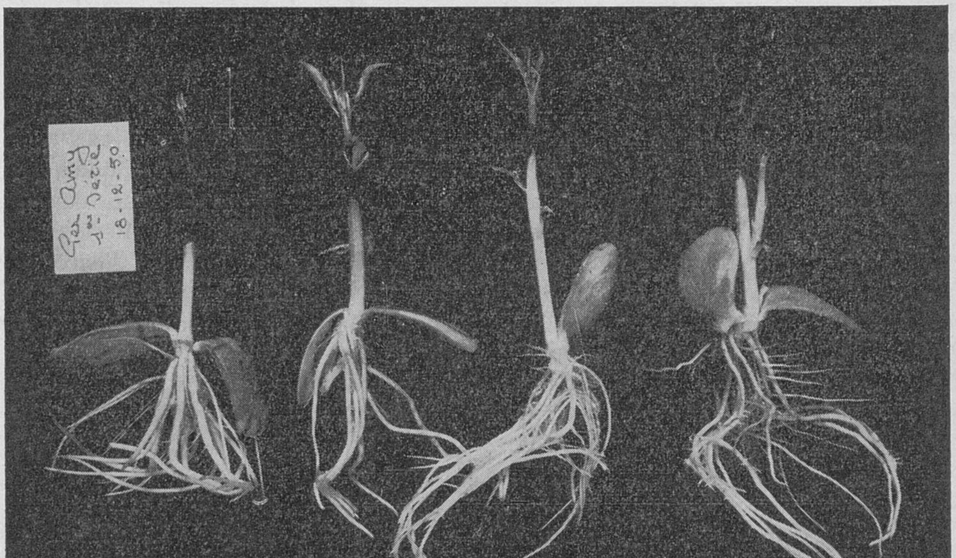


FIG. 2. — *Germination d'embryons de pêchers présentant un fort développement du système radiculaire, ainsi qu'un brunissement de la tige amenant la mort de l'extrémité. On aperçoit sur la plantule de droite une nouvelle tige formée par un bourgeon latéral.*

centage de germination et sur le nombre d'embryons contaminés après dix jours de culture dans les flacons stérilisés (variété de pêcher Elberta) :

Durée du traitement	Nombre de plants germés p. 100	Nombre de plants contaminés p. 100
Témoin non traité	60	50
5 minutes	60	20
30 minutes	30	20
2 heures	0	0
4 heures	0	0
24 heures	0	0

On voit qu'il est impossible de désinfecter complètement des embryons contaminés sans porter gravement préjudice à leur germination et à leur vie. Jusqu'à ces toutes dernières années, les désinfectants les plus utilisés étaient à la fois bactéricides et fongicides, qu'il s'agisse d'hypochlorite ou de chlorure mercurique ; cependant, l'utilisation de nouveaux fongicides de synthèse devrait donner satisfaction car la plupart des contaminations sont dues à des moisissures. De plus, certains de ces produits sont peu phytotoxiques et ne compromettent pas les phénomènes de croissance.

Nous avons entrepris quelques essais limités sur l'intérêt de certains fongicides organiques de synthèse dans nos travaux. Nous avons utilisé différentes méthodes pour mettre le fongicide au contact des embryons.

MÉLANGE DU FONGICIDE AU MILIEU GÉLOSÉ.

Nous avons essayé trois produits anticryptogamiques, en mélange au milieu gélosé, à la dose de 2 g de produit commercial par litre. Ce sont : l'éthylène-bis-dithiocarbamate de zinc ou zinèbe (le produit commercial utilisé titrait 65 p. 100 de corps actif), le diméthyl-dithiocarbamate de fer ou ferbame (le produit commercial utilisé titrait 76 p. 100 de corps actif), le tétraméthyl-thiurame disulfure ou T. M. T. D. ou thirame (le produit commercial utilisé titrait 80 p. 100 de corps actif).

Certains de ces produits étant thermolabiles, notamment le ferbame, le mélange est fait juste avant que le milieu gélosé soit versé dans les flacons, c'est-à-dire à une température voisine de 80° C. Aucune contamination n'apparaît dans le milieu, mais des phénomènes de toxicité ou d'inhibition sont constatés plus ou moins nettement sur les embryons de pêcher. Ferbame et zinèbe ne gênent de façon appréciable ni la germination, ni le développement du jeune plant, tandis que le thirame empêche les racines de s'allonger.

Pour la réalisation de certains essais où l'embryon doit rester longtemps sur le milieu, nous avons adopté le produit à base de ferbame, à la concentration de 0,05 p. 100, un essai ultérieur ayant montré que cette concentration donnait toute satisfaction en empêchant la contamination sans être phytotoxique.

Le sulfate d'oxyquinoléine s'est révélé très toxique pour l'embryon dans les mêmes conditions.

POUDRAGE DE L'EMBRYON.

On a cherché à diminuer les risques d'une contamination tardive de l'embryon en enrobant celui-ci d'une poudre contenant les mêmes produits anticryptogamiques que ci-dessus, à la concentration en volume de 1/3 de produit commercial et 2/3 de talc.

Les embryons enrobés de zinèbe, de thirame ou de sulfate d'oxyquinoléine eurent leur germination ou leur première croissance inhibée par la toxicité du produit. Par contre, les embryons enrobés de ferbame ont présenté un développement normal, sans qu'il y ait de moisissures.

De ces expériences, nous pouvons conclure que le ferbame est peu phytotoxique et qu'il est utilisable comme fongicide, mélangé au milieu ou enrobant l'embryon.

TREMPAGE DE L'EMBRYON.

Nous avons repris récemment l'étude du thirame, avec succès cette fois, mais en utilisant une méthode de traitement différente. Les embryons de pêcher, après élimination des téguments, sont placés pendant 10 minutes dans de l'eau contenant 0,4 p. 100 de thirame, puis déposés sur le milieu de germination.

Nous avons cherché à préciser l'action phytotoxique de ce produit en le comparant à un témoin (eau pure) et à la méthode classique (eau de Javel). Nous avons

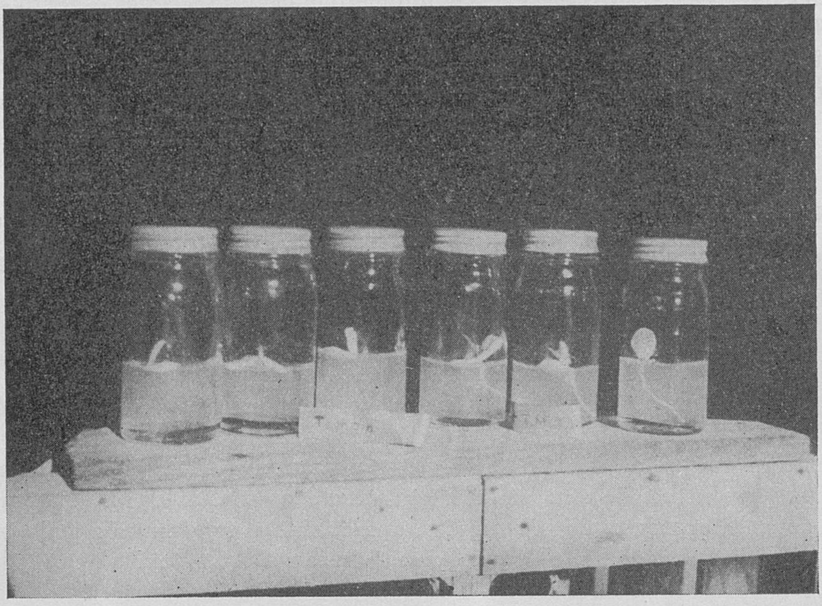


FIG. 3. — *Comparaison de la phytotoxicité de l'eau de Javel (Témoin) et du thirame (TMTD) employés pour la désinfection des embryons. L'eau de Javel retarde la germination des embryons de pêchers de* 4 à 6 *jours.*

constaté que les embryons témoins se développaient très rapidement dès la mise sur gélose, alors que les embryons traités par l'eau de Javel germaient plus tard et plus lentement, avec un retard net à l'allongement de la racine et à la formation de la chlorophylle. Les embryons traités par le thirame ont un comportement intermédiaire entre les deux précédents, mais assez voisin du témoin (fig. 3). Neuf jours après la mise sur gélose, nous avons fait les observations suivantes :

témoin : racine de 10 à 20 mm et apparition de racines secondaires, tige de 5 mm ; feuilles chlorophylliennes ;

thirame : racine de 10 mm sans racines secondaires, tige un peu plus courte que le témoin ; feuilles chlorophylliennes ;

eau de Javel : racine courte, inférieure à 5 mm, tige de 1 à 2 mm, avec début de formation de chlorophylle.

La transplantation des jeunes plants à un même stade de croissance s'est effectuée au bout de 10 jours pour le témoin, 13 jours pour les plants traités au thirame et 20 jours pour les plants traités à l'eau de Javel.

Par sa faible phytotoxicité, le thirame est donc particulièrement précieux pour le traitement des embryons. Cependant, dans les conditions de notre expérience, les embryons témoins étaient peu infectés et il ne nous est guère possible de porter un jugement définitif sur le pouvoir désinfectant de ce produit.

Matériel végétal utilisé.

Les arbres fruitiers manifestent une grande hétérogénéité génétique, en particulier les espèces à fécondation croisée obligatoire (cerisier, prunier européen). Cette hétérogénéité se traduit par des différences de comportement entre individus d'une même origine génétique, aussi bien au point de vue morphologique (aspect des feuilles, des fleurs, des fruits) qu'au point de vue physiologique (époque de floraison, époque de maturité du fruit, sensibilité aux facteurs du climat, aux substances chimiques, etc.). Aussi avons-nous essayé de prendre un certain nombre de précautions pour travailler avec un minimum d'hétérogénéité, c'est-à-dire avec des embryons auss voisins les uns des autres que possible.

Tout d'abord, pour la plupart de nos travaux, nous avons choisi des espèces à autogamie dominante (pêcher, abricotier) ; dans ce cas, les descendants d'un individu donné peuvent être considérés dans leur majorité comme issus d'autofécon dation, ce qui élimine les gènes provenant d'un autre individu.

Ensuite, nous avons choisi, à l'intérieur de ces espèces, des clones connus pour leur caractère naturel à donner des semis morphologiquement homogènes (d'après les travaux effectués à la Station de recherches viticoles et d'arboriculture fruitière de la Grande Ferrade). C'est, en particulier, le cas des clones variétaux de pêcher S. 305-1, S. 278-1, S. 491-1 et S. 1490. Nous n'avons pas pu, d'année en année, utiliser régulièrement les embryons de la même variété : les gelées de printemps sont la principale cause de cette anomalie.

Enfin, tous les embryons utilisés dans un essai donné provenaient du même lot de noyaux, issus de la même variété, dans un même verger, et conservés dans les même conditions.

Nous espérons ainsi, par le soin apporté au choix du matériel végétal, avoir diminué nettement l'hétérogénéité à l'intérieur de nos essais. Avec ces conditions de travail, chaque traitement élémentaire fut appliqué sur 10 embryons. Nous signalons les cas où les traitements ne purent être effectués que sur un nombre inférieur.

Les espèces fruitières à noyau suivantes ont été utilisées pour nos travaux :

Prunus Persica Stokes, Pêcher ;

Prunus Amygdalus, Amandier ;

Hybride amandier x pêcher ;

Prunus Armeniaca L., Abricotier ;

Prunus domestica L., Prunier européen ;
Prunus avium, Cerisier.

Les dénominations des variétés seront indiquées dans le cours du travail en même temps que les conditions des essais.

Nous avons essayé de mettre en évidence aussi bien des phénomènes communs à l'ensemble du genre *Prunus* que des phénomènes particuliers à une espèce, voire à une variété. Ces derniers ne sont bien souvent que des manifestations de caractères généraux, avec une intensité qui varie avec les espèces ou les variétés.

Rôle des téguments de la graine.

L'un de nos premiers travaux a consisté à déterminer l'importance et le rôle des téguments. En effet, on est obligé de les éliminer si l'on veut obtenir la germination de l'embryon en quelques jours. A notre connaissance, aucune étude systématique n'a été entreprise sur ce sujet. Chacun en est réduit à formuler des hypothèses ou à tirer des déductions d'un certain nombre d'observations.

Le problème du rôle des téguments de la graine ne se pose pas pour des graines convenablement stratifiées. En effet, les enveloppes se fendent pendant le traitement au froid et ne gênent en rien la germination. Par contre, des graines non stratifiées pourvues de leurs téguments sont incapables de germer lorsqu'on les place dans des conditions favorables, alors que débarrassées de leurs téguments, elles germent en quelques jours.

Il semble que ce soit Crocker et Barton (23) qui signalent les premiers ce fait chez les arbres fruitiers. Par la suite, tous les auteurs ont éliminé l'ensemble des téguments des graines pour leurs études. Nous avons nous aussi adopté cette méthode. Cependant, nous avons tenté de mettre en lumière la nature de ce rôle inhibiteur des téguments dans la germination (79).

Par germination de l'embryon ou de la graine, il faut entendre les toutes premières phases de la croissance de la plantule, c'est-à-dire l'allongement de l'hypocotyle et des racines ou celui de l'épicotyle.

Nous avons placé sur milieu gélosé, après désinfection, comme nous l'avons indiqué précédemment, des graines prélevées à maturité et pourvues d'une partie ou de la totalité de leurs enveloppes. Les graines de trois espèces ont été choisies pour un essai préliminaire :

abricotier, variété Caninos, clone A. 73 ;
pêcher, clone S. 491-1 ;
prunier européen, variété Reine Claude d'Oullins, clone P. 150.

Les traitements suivants ont été appliqués sur 5 graines seulement :

Témoin : Élimination complète des téguments.

Lot 1 : Graine intacte, avec l'ensemble de ses enveloppes.

Lot 2 : Enlèvement d'une bande de téguments située entre les deux cotylédons dans leur plan de suture, sur tout leur pourtour, et autour de la radicule ; les cotylédons restent recouverts par les téguments mais leur écartement est possible.

Lot 3 : Le tégument externe, de couleur brune, est éliminé alors que le tégument interne est gardé intact autour de la graine.

Lot 4 : Les téguments sont enlevés autour de la plantule qui est ainsi mise à nu, mais ils sont laissés intacts à l'extrémité des cotylédons qui ne peuvent donc pas se séparer.

Lot 5 : Les téguments sont laissés sur l'un des cotylédons seulement, alors que l'autre cotylédon et la plantule sont dégagés.

Lot 6 : Les téguments ont été laissés en contact avec le milieu de germination pendant 4 jours, après quoi ils ont été enlevés et remplacés par des embryons sans téguments qui doivent germer dans la mesure où les téguments ne contiennent pas de substances inhibitrices diffusibles.

Les observations de germination effectuées au bout de deux semaines sont rassemblées dans le tableau 1 pour chacune des trois espèces.

TABLEAU I

Rôle des téguments dans la germination des embryons (5 graines par traitement)

Traitement	Nombre d'embryons ayant germé deux semaines après la mise sur gélose		
	P. armeniaca A. 73	*P. Persica* S. 491-1	*P. domestica* P. 150
Témoin......	3	5	5
Lot 1........	0	0	0
Lot 2........	1	5	4
Lot 3........	0	2	4 (1)
Lot 4........	2	5	5
Lot 5........	3	5	5 (1)
Lot 6........	4	5	5

(1) Observation effectuée 30 jours après la mise sur gélose.

L'interprétation de ces résultats montre qu'il n'y a aucun signe de germination si les téguments sont intacts (lot 1) ; mais il suffit que les cotylédons aient la possibilité de s'écarter l'un de l'autre (lot 2) ou que la plantule soit mise à nu et dépourvue des restes de l'albumen qui la protègent (lot 4) pour que la germination se manifeste.

La présence de portions de téguments sur les cotylédons n'empêche pas la germination de la plantule, mais tout ce qui gêne l'écartement rapide des cotylédons ou l'allongement normal de l'hypocotyle et de l'épicotyle ralentit la vitesse de germination et le rythme de croissance du jeune plant pendant les premiers jours. Les plantules de la plupart des lots se déforment en cherchant la lumière et l'eau qui leur sont nécessaires. Le résultat du lot 6 indique qu'il n'y a pas de substance inhibitrice présente dans les téguments à la maturité du fruit.

Un essai analogue effectué avec des graines d'amandier x pêcher du clone S. 626 a fourni des observations très semblables.

En conclusion, les téguments des graines d'arbres fruitiers à noyau jouent un rôle mécanique intervenant surtout par une résistance à l'étalement des cotylédons et à la croissance de la plantule (fig. 4). De plus, la présence des téguments amène vraisemblablement une diminution du rythme des échanges gazeux et ralentit l'absorption d'eau nécessaire au métabolisme intense de la germination, ce qui se traduit par une vigueur faible des plantules. Là aussi, il s'agit d'un rôle mécanique que jouent les téguments peu perméables aux gaz et à l'eau.

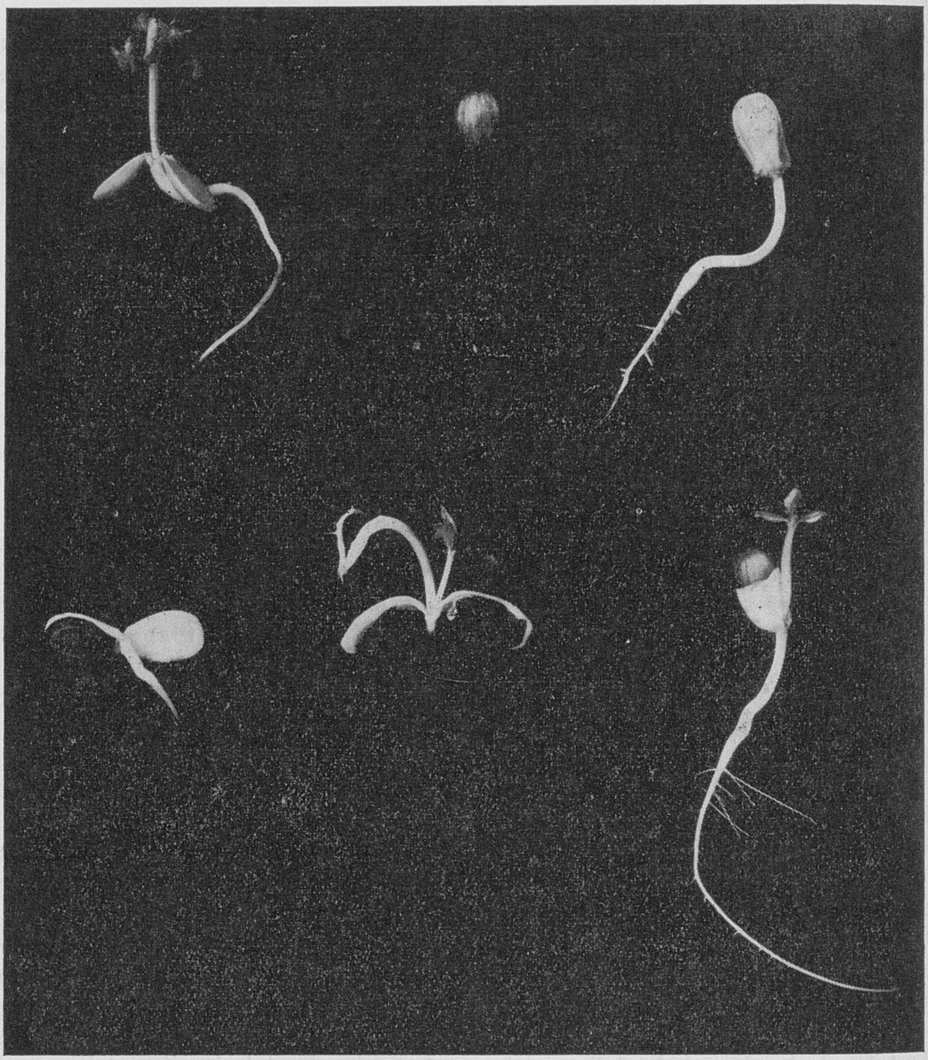


FIG. 4. — *Mise en évidence du rôle mécanique des téguments sur la germination de graines non stratifiées de prunier Reine-Claude d'Oullins,* P. 150.

En haut de gauche à droite :

témoin, avec élimination complète des téguments et des traces d'albumen protégeant l'hypocotyle ;

lot 1 : téguments intacts ; aucune germination ne se manifeste ;

lot 3 : tégument interne intact, empêchant les cotylédons de s'écarter mais ne gênant pas l'allongement de l'hypocotyle et de la racine.

En bas, de gauche à droite :

lot 5 : téguments sur un cotylédon seulement ;

lot 2 : enlèvement d'une mince bande de tégument entre les cotylédons. La présence de la quasi totalité des téguments n'empêche pas les processus de la germination.

lot 4 : téguments intacts sur la partie distale des cotylédons et empêchant ceux-ci de s'écarter ; épicotyle et hypocotyle peuvent se libérer et s'allonger.

A maturité, les enveloppes des graines d'arbres fruitiers examinées ne contiennent pas de substances inhibitrices de la germination. A peu près en même temps que nous, GILMORE (37) a envisagé lui aussi un rôle mécanique pour les téguments de graines de pêcher, tandis que SMITH (84), avec des graines de *Cotoneaster* et VISSER (101, 102), avec des graines de pommier, parvenaient à la même interprétation.

Rôle des cotylédons.

On sait relativement peu de choses sur le rôle des cotylédons, en dehors de leur importance comme organes de réserve permettant la germination de l'embryon lui-même. KESTER (45) étudie les embryons de pêcher stratifiés pendant 90 jours à une température de 2° C auxquels il enlève une certaine proportion de cotylédons avant de les faire germer sur milieu gélosé. Il constate qu'il existe une relation directe entre le poids de cotylédon laissé autour de la plantule et le poids qu'atteint le semis 20 jours plus tard. Plus on enlève de cotylédon, plus faible est la croissance.

Il n'y a pas de germination si les cotylédons sont enlevés en totalité, à moins que le milieu de culture ne contienne du saccharose, mais des fragments de cotylédons suffisent à provoquer la croissance. Le poids sec des cotylédons diminue de 80 p. 100 en 23 jours ; à cette date, leur rôle devient négligeable dans la croissance de la jeune plante.

La présence de cotylédons, toujours d'après KESTER, favorise la formation et la croissance des racines secondaires, proportionnellement à la quantité présente, mais n'influence pas la croissance de la racine principale. Cet auteur met ainsi en évidence un rôle double des cotylédons : d'abord ils aident à la formation des racines, de la tige et des feuilles ; ensuite, ils stimulent la croissance après le commencement de la germination.

CHAPITRE II

FORMATION DU FRUIT ET DE LA GRAINE

Les différentes espèces d'arbres fruitiers à noyau sont rassemblées dans un genre unique, le genre *Prunus*. Leurs fleurs sont caractérisées par 5 sépales soudés à leur base en un réceptacle libre, 5 pétales libres, 10 à 40 étamines libres, un ovaire qui se transformera en fruit charnu à noyau.

L'ovaire est la seule pièce florale qui nous intéresse dans cette étude. Il est constitué d'un seul carpelle qui renferme deux ovules anatropes dont le micropyle est dirigé vers le style. Après la pollinisation et la fécondation des ovules, l'ovaire s'accroît tandis que l'un des deux embryons dégénère et que l'autre poursuit son évolution normale. Cependant, ce phénomène n'est pas absolu et il n'est pas rare de trouver dans les noyaux deux graines parfaitement constituées; nous l'avons constaté de nombreuses fois, aussi bien chez l'abricotier que chez le pêcher ou le prunier.

On sait depuis les travaux de TUKEY (91, 92 et 96) effectués avec plusieurs variétés de pêcher (*P. Persica*) et de cerisier (*P. avium* et *P. cerasus*) que la formation du fruit à noyau peut être divisée en trois phases repérables d'après les étapes de l'évolution externe et correspondant chacune à un développement particulier de la graine ou de l'embryon (fig. 5 et 6).

En se référant aux travaux de TUKEY (91), LILLELAND (54), RAGLAND (78) et LOTT (57) sur le pêcher, on peut distinguer trois phases.

PREMIÈRE PHASE.

On assiste au grossissement de l'ovaire et à sa transformation en péricarpe. Une zone interne blanche se différencie et devient l'endocarpe qui se lignifiera plus tard. Le fruit atteint une longueur de 30 à 35 mm. Après la fécondation, le nucelle qui entourait le sac embryonnaire se développe très rapidement et arrive à sa taille définitive (15 à 20 mm) au bout de 35 à 40 jours. Les téguments de l'ovule s'accroissent également et entourent la jeune graine.

L'œuf plantule ne subit que quelques divisions cellulaires et reste sans évolution jusqu'au 50[e] jours après la floraison (fig. 7). L'albumen se comporte de la même façon.

La durée de cette première phase de croissance est identique pour toutes les variétés, quels que soient le moment de la floraison et l'époque à laquelle le fruit arrive à maturité. En observant les fruits des variétés de pêcher Greensboro, Triumph, Carman, Elberta et Chili, qui demandent respectivement 91, 100 ,113, 123 et 144 jours

pour former et mûrir leurs fruits dans l'état de New-York, TUKEY constate que la durée de la première phase est de 49 à 53 jours : elle est donc pratiquement constante.

DEUXIÈME PHASE.

Sa durée est comprise entre 3 à 5 jours (variété précoce Greensboro) et 42 jours (variété tardive Chili). Il se produit un arrêt à peu près total de l'accroissement de l'épicarpe et du mésocarpe dont la croissance est dix fois plus faible que pendant la première phase. L'endocarpe se lignifie rapidement. La graine, emprisonnée dans l'endocarpe, atteint sa taille définitive. Elle ne conserve avec la plante que des relations nutritives, par l'intermédiaire de vaisseaux qui restent longtemps fonctionnels.

L'albumen se développe très rapidement entre le 45e et le 60e jour au détriment du nucelle et constitue un tissu gélatineux qui sera utilisé par l'embryon. Celui-ci se développe brusquement et rapidement : les cotylédons se différencient entre le 50e et le 55e jour et, dès ce moment, la vitesse de croissance est importante. En l'espace de 30 jours, l'embryon passe d'une taille infime (moins de 1 mm) à sa taille définitive (14 à 20 mm suivant les variétés) tandis qu'il absorbe l'albumen. L'embryon prend un aspect nacré et durcit peu à peu ; les substances de réserve s'accumulent. La teneur en matière sèche de l'embryon augmente considérablement, passant de 7 à 50 p. 100 de la matière fraîche. Il arrive, pour de nombreuses variétés, que la troisième phase commence avant que l'embryon ait achevé son développement.

TROISIÈME PHASE.

L'accroissement considérable de la partie charnue du péricarpe caractérise cette phase ultime. Le volume du mésocarpe s'accroît de 6 à 8 fois pendant les 35 à 45 jours que dure cette période. Le tégument externe de la graine prend une coloration brune.

TABLEAU 2

Evolution, chez le pêcher, des différents organes constituant le fruit.

<table>
<tr><th>Phase</th><th>Phase I</th><th>Phase II</th><th>Phase III</th></tr>
<tr><td>Durée en jours</td><td>50 à 52</td><td>5 à 45</td><td>35 à 45</td></tr>
<tr><td>Epicarpe et mésocarpe</td><td>Accroissement</td><td>Arrêt de la croissance</td><td>Accroissement et maturation</td></tr>
<tr><td>Endocarpe</td><td>Formation</td><td>Lignification</td><td></td></tr>
<tr><td>Nucelle</td><td>Accroissement</td><td>Digestion par l'albumen</td><td>Digestion par l'albumen</td></tr>
<tr><td>Albumen</td><td>Aucun développement</td><td colspan="2">Se différencie entre le 45e et le 60e jour au détriment du nucelle</td></tr>
<tr><td>Embryon</td><td>Quelques divisions cellulaires</td><td colspan="2">Atteint sa taille définitive en 30 jours, puis accumule des réserves.</td></tr>
</table>

Aucun développement de l'embryon n'a lieu pendant cette phase. Aussi, lorsque la durée de la deuxième phase est trop courte pour que l'embryon puisse achever sa croissance (c'est ce qui se passe avec les variétés précoces) celui-ci avorte, n'ayant

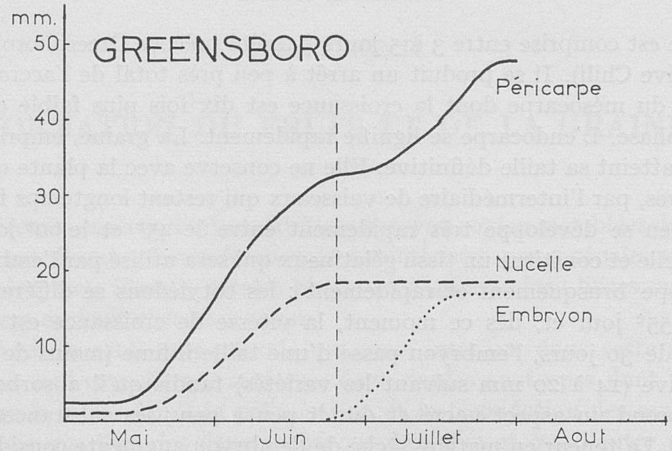


FIG. 5. — *Croissance des différents organes constituant le fruit de pêcher. (variété Greensboro), d'après H. B. TUKEY.* (91).

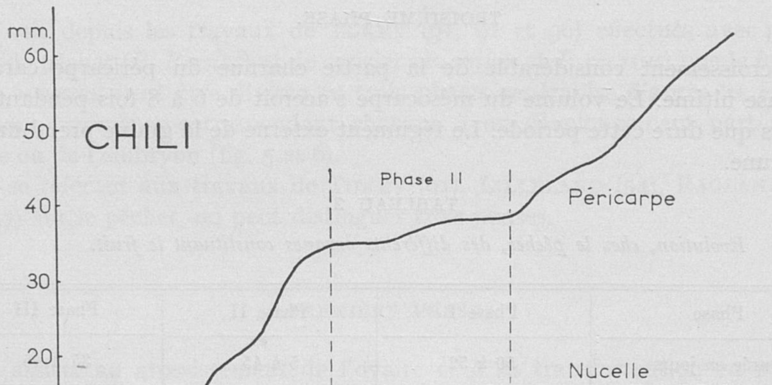


FIG. 6. — *Croissance des différents organes constituant le fruit de pêcher (variété Chili), d'après H. B. TUKEY* (91).

pu accumuler de réserves. Les graines sont alors stériles. La totalité des graines est fertile chez les variétés pour lesquelles la deuxième phase dure au moins 25 jours, c'est-à-dire pour les variétés de pêcher qui exigent un délai d'au moins 115 jours entre la floraison et la maturité. Les variétés demandant moins de 115 jours pour

mûrir leurs fruits ont d'autant plus de graines stériles qu'elles sont plus précoces. Tout se passe comme s'il y avait une compétition entre l'évolution de l'embryon et la croissance du fruit allant vers sa maturité, ce dernier phénomène étant prédominant.

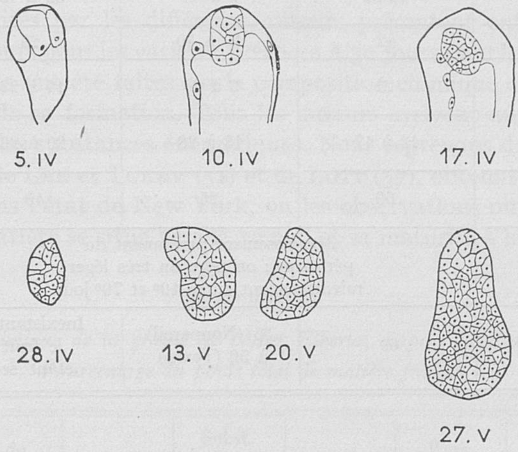


FIG. 7. — *Evolution de l'œuf plantule pendant la première phase de croissance, d'après C. H. RAGLAND* (78).

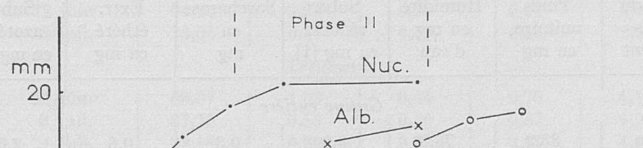


FIG. 8. — *Evolution des différents constitutants de la graine chez le pêcher* (*variété Elberta*) *d'après H. B. TUKEY* (91).

Le tableau 2 et la figure 8 résument l'ensemble des observations concernant le pêcher.

Les phénomènes mis ainsi en évidence pour le pêcher se retrouvent chez tous les fruits à noyau étudiés mais un certain nombre de particularités caractérisent les diverses espèces. Si la première phase de croissance du fruit apparaît comme caractéristique de l'espèce, quelle que soit la variété et en particulier sa date de florai-

TABLEAU 3

Durée en jours des trois phases de croissance pour différentes espèces de fruits à noyau

Espèce	Phase I	Phase II	Phase III	Références bibliographiques
P. Persica 5 variétés	50-52	5 à 40	35 à 45	(54) et (91)
P. Armeniaca	42	10 à 40	25	(53)
P. cerasus 3 variétés	21	3 à 28	14 à 23	(92)
P. avium 4 variétés	13 à 17	13 à 28	20 à 26	(56)
P. domestica var. d'ente	60	25	40	(55)
P. salicina	Accroissement permanent du péricarpe ; on note un très léger ralentissement entre 40e et 70e jour			(55)
P. amygdalus 2 variétés	60	35 (Nonpareil) à 50 (Texas)	Inexistante, le fruit étant sec	(18)

TABLEAU 4

Composition chimique de la graine de pêcher Elberta, d'après LEE et TUKEY *(51)*
Poids en milligrammes de matière fraîche

Phases du develop-pement	Date du prélè-vement	Poids unitaire en mg	Humidité en mg d'eau	Subt. réduct. en mg (1)	Saccharose en mg	Extr. éthéré en mg	Subt. azotées en mg (2)	Cendres en mg
				Graine entière				
I	11 juin	83,9	76,9	0,8	0,3	0,6	2,6	—
I	22 juin	380,7	355,4	3,5	1,7	1,9	8,7	2,5
II	8 juil	647,4	602,0	3,2	1,1	3,0	16,6	3,6
				Tégument				
I	22 juin.	97,0	85,6	1,3	0,4	0,7	4,0	—
II	8 juil.	196,5	170,4	1,1	0,4	1,2	9,8	1,9
II	21 juil.	229,0	190,5	2,0	0,8	1,2	9,4	2,4
II	3 août	151,6	115,3	2,1	2,0	2,6	7,6	1,9
III	19 août	124,5	91,2	2,2	2,4	4,0	5,5	1,4
III	11 sept.	86,8	81,2	1,4	0,2	8,0	3,9	0,9
III	27 sept.	51,1	24,3	1,1	0,3	4,9	3,6	0,7
				Nucelle et albumen				
II	21 juil.	177,7	168,6	0,8	0,2	0,4	5,1	0,8
				Embryon				
II	21 juil.	214,1	198,4	1,2	2,3	0,7	8,5	1,2
II	3 août	511,4	442,3	1,8	2,6	12,9	42,3	3,9
III	19 aout	537,8	357,2	4,0	5,7	62,9	74,9	8,6
III	11 sept.	565,3	228,1	4,0	7,9	156,6	95,3	11,0
III	27 sept.	574,8	234,1	2,1	12,5	169,2	111,9	11,1

(1) Les subtances réductrices sont calculées en glucoce.
(2) Les substances azotées sont calculées en multipliant par 6,25 la quantité d'azote N trouvé à l'analyse

son, la deuxième phase caractérise la variété et sa durée détermine l'époque de maturité. Le tableau 3 indique la durée des trois phases pour quelques espèces de fruits à noyau. Ces nombres peuvent varier sensiblement suivant les caractéristiques climatiques.

Suivant que les observations sont effectuées dans des régions à climat méridional (Californie) ou continental (New York), les nombres exprimant la durée de la période floraison-maturité cités par les différents auteurs présentent entre eux des écarts pouvant aller de 8 jours pour les variétés précoces à 30 jours pour les variétés tardives.

Quelques études ont été faites sur la composition chimique des constituants de la graine au cours de sa formation. Tous les auteurs arrivent aux mêmes résultats en ce qui concerne les substances énergétiques. Nous reprenons dans les tableaux 4, 5 et 6 les résultats de LEE et TUKEY (51) et de LOTT (57), obtenus avec la variété de pêcher Elberta. Dans l'état de New York, où les observations ont été effectuées, la floraison de cette variété se situe vers le 10 mai et sa maturité à la fin de septembre.

TABLEAU 5

Composition chimique de la graine de pêcher Elberta, d'après LEE et TUKEY *(51)*
Pourcentage du poids total de matière fraîche

Phase du développement	Date du prélèvement	Humidité	Subst. réductrices (1)	Saccharose	Extr. éthéré	Subst. azotées (2)	Cendres
			Graine entière				
I..........	11 juin	91,73	0,94	0,37	0,75	3,13	—
I..........	22 juin	93,20	0,93	0,28	0,51	2,28	0,66
II..........	8 juil.	93,05	0,49	0,17	0,58	2,56	0,56
			Tégument				
I..........	22 juin	88,07	1,33	0,44	0,70	4,11	—
II..........	8 juil.	87,75	0,55	0,20	0,67	4,96	0,97
II..........	21 juil.	83,18	0,89	0,33	0,54	4,11	1,03
II..........	3 août	76,00	1,39	1,33	1,70	5,03	1,26
III..........	19 août	73,15	1,78	1,94	3,17	4,43	1,10
III..........	11 sept.	65,20	1,64	0,27	6,42	4,44	1,03
III..........	27 sept.	47,45	2,06	0,57	9,64	7,04	1,34
			Nucelle et Albumen				
II..........	21 juil.	94,86	0,47	0,13	0,25	2,97	0,41
			Embryon				
II..........	21 juil.	92,62	0,57	1,04	0,34	3,98	0,57
II..........	3 août	86,45	0,35	0,50	2,52	8,27	0,76
III..........	19 août	66,40	0,75	1,06	11,70	13,95	1,53
III..........	11 sept.	42,47	0,71	1,40	29,14	16,65	1,94
III..........	27 sept.	40,68	0,37	2,18	29,40	19,47	1,92

(1) Les substances réductrices sont calculées en glucose.
(2) Les substances azotées sont calculées en multipliant par 6,25 la quantité d'azote N trouvée à l'analyse

Les phénomènes suivants peuvent être mis en évidence :

1°) La teneur en eau de la graine, constante pendant la deuxième phase, diminue pendant la troisième phase de 93 p. 100 à 40 p. 100, indiquant par là l'accumulation de substances de réserve.

2°) Les matières grasses, que l'on retrouve dans l'extrait éthéré, constituent la majeure partie de ces réserves ; elles s'accumulent dans l'embryon dès que celui-ci a atteint sa dimension définitive, c'est-à-dire à partir du 80e jour après la floraison. Près de 30 p. 100 du poids frais de l'embryon est constitué par des matières grasses.

TABLEAU 6

Composition chimique de l'amande de pêcher Hiley, d'après LOTT *(57)*
Poids en grammes pour 100 fruits.

Date	N soluble dans l'eau	N total	Sucres totaux	Amidon	Hémi-cellulose	Cendres	Extrait éthéré
12 mai	0,11	0,22					0,40
19 mai	0,16	0,29					0,32
26 mai	0,19	0,32					0,31
2 juin	0,24	0,40					0,83
9 juin	0,34	0,52					1,96
17 juin	0,60	0,93				0,82	5,44
24 juin	0,74	1,13				0,92	8,03
1 juil.	0,88	1,25	0,66	1,87	21,36	1,14	10,67
8 juil.	0,91	1,29	1,27	2,07	0,86	1,05	12,78
12 juil.	0,94	1,33	1,48	2,54	0,46	1,18	13,94

3°) Les matières azotées ne cessent de s'accumuler dans l'embryon, dont elles constituent finalement 20 p. 100 du poids frais, c'est-à-dire une part importante des réserves.

L'examen de ces résultats montre que l'embryon, devenu amande, a atteint son bilan énergétique définitif vers le 10 septembre, soit environ 120 jours après la floraison.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION PHYSIOLOGIQUE DE L'EMBRYON PENDANT LA FORMATION DE LA GRAINE

En plaçant des embryons d'âge différent dans des conditions favorables à leur « germination », on peut mettre en évidence l'existence d'une véritable évolution physiologique. Ainsi, lorsqu'ils sont prélevés de plus en plus tardivement, ils sont capables de germer d'une manière de plus en plus complète (apparition de la chlorophylle dans les cotylédons, allongement de l'hypocotyle et de l'épicotyle, différenciation du système radiculaire ou de la tige feuillée, aspect particulier de la croissance de ces organes). Pour suivre complètement cette évolution, il est nécessaire de choisir des variétés de maturité tardive.

Tukey (98) est le premier chercheur à avoir étudié le comportement des embryons d'après leur âge en prenant pour origine la date de floraison et non la date de maturité du fruit. Pendant les années 1932 à 1937, ses observations ont porté en particulier sur 32 variétés de pêcher et 17 variétés de cerisier. Sa méthode de travail, nous l'avons vu, diffère sensiblement de la nôtre : le milieu nutritif de germination contient 0,5 p. 100 de glucose qui favorise la formation de la chlorophylle chez les jeunes embryons ; les embryons sont désinfectés dans une solution d'hypochlorite de calcium.

Tukey travaille avec la variété de pêcher Elberta. Selon l'âge auquel les embryons ont été prélevés, il constate les phénomènes suivants :

73 jours : les cotylédons verdissent, l'hypocotyle atteint 2 à 4 mm, tandis que les racines peuvent s'allonger jusqu'à 15 mm ; l'épicotyle très court est terminé par une rosette d'appendices blancs en forme de stipules ;

80 jours : les racines peuvent atteindre 20 mm, l'axe de l'épicotyle peut atteindre 7 à 15 mm, toujours terminé par ces appendices ;

87 jours : l'épicotyle s'allonge jusqu'à 20 mm ; les appendices en forme de stipules sont toujours existants, mais présentent des traces de chlorophylle ;

94 jours : on voit apparaître quelques organes verts qui rappellent un peu les feuilles de pêcher, mais qui sont souvent déformés ;

108 jours et au-delà : racine et tige sont plus vigoureuses, les feuilles sont moins anormales, mais la croissance reste celle de plantes naines.

Tukey déduit de ses travaux que l'embryon, après avoir atteint sa taille définitive, est le siège d'une évolution physiologique conduisant à une certaine maturité, parallèlement à des modifications de sa composition chimique. Plus l'embryon est jeune, plus son comportement est anormal et monstrueux ; plus l'embryon est âgé, plus il a de chances de survivre ou de donner une plantule viable. Ce phénomène est général, et on le retrouve d'une manière aussi nette avec des embryons de cerisier, d'abricotier ou de prunier.

Nous avons entrepris nous-même des essais sytématiques pendant les années 1951 et 1952, avec des variétés de pêcher et de prunier européen. Nous avons utilisé

la même technique que pour la germination des amandes mûres. On peut ainsi apprécier la vitalité de l'embryon sans l'intervention de substances étrangères à celles qu'il contient.

Les embryons sont débarassés des téguments de la graine et des restes de l'albumen, désinfectés pendant 5 minutes dans une solution d'eau de Javel et placés aseptiquement dans un flacon contenant une solution aqueuse de gélose à 0,8 p. 100. Ces flacons sont maintenus au laboratoire (la température variant entre 20 et 25° C) et exposés à la lumière du jour en évitant le plein soleil. Un minimum de dix embryons fut utilisé dans chaque essai.

PÊCHER.

Variété S. 491-1.

En 1951, les observations ont porté sur des embryons prélevés dans des fruits de la *variété S. 491-1.*

Les prélèvements ont été effectués aux dates suivantes .

21 juillet soit 110 jours après la floraison ;
3 août 123 jours après la floraison ;
17 août 137 jours après la floraison ;
1er sept. 150 jours après la floraison ;
7 sept. 157 jours après la floraison (date du maturité de fruit).

Dès le premier prélèvement, l'embryon occupe la totalité de la graine. La germination est bonne, affectant 7 amandes sur 10, tandis que les cotylédons deviennent chlorophylliens. Racine et tige apparaissent mais leur croissance est faible ; leur longueur atteint 10 mm au bout de 20 jours et ne s'accroît plus par la suite. Aucune modification n'intervient pendant 6 à 8 semaines, puis un brunissement de la tige et des racines apparaît, provoquant le dépérissement des plantes en septembre-octobre.

Les amandes prélevées 123 jours après la floraison se comportent un peu différemment ; l'épicotyle s'allonge jusqu'à 30 mm, les racines atteignent 10 à 40 mm et quelques racines secondaires se forment. Au bout de 4 semaines, un dépérissement terminal de la tige se manifeste, mais des bourgeons axillaires débourrent. La transplantation en compost est possible, et les plants restent vivants.

Les prélèvements effectués à 137, 150 et 157 jours indiquent une vigueur légèrement plus grande des embryons ; la tige atteint 50 mm, la racine 60 mm. Il se manifeste ensuite un arrêt de végétation qui se situe entre 30 et 40 jours après la mise en germination et qui se maintient pendant plusieurs semaines. La rusticité des jeunes plants est plus grande que celle des lots précédents.

Age de l'embryon au moment du prélèvement .	110	123	137	150	157
Nb. de sujets germés sur 10.	7	10	10	9	10
Au bout de 20 jours :					
Longueur de tige en mm ...	10	20	30	30	30
Longueur de racine en mm .	10	10 à 40	40	50	50
Au bout de 30 jours :					
Longueur de tige en mm .	10	30	50	50	50
Longueur de racine en mm .	10	10 à 40	50	60	60

L'augmentation de vigueur parallèlement à l'âge des embryons au moment de eur excision ressort de la comparaison de la vitesse de croissance de la tige et de la racine, 20 et 30 jours après la mise sur gélose.

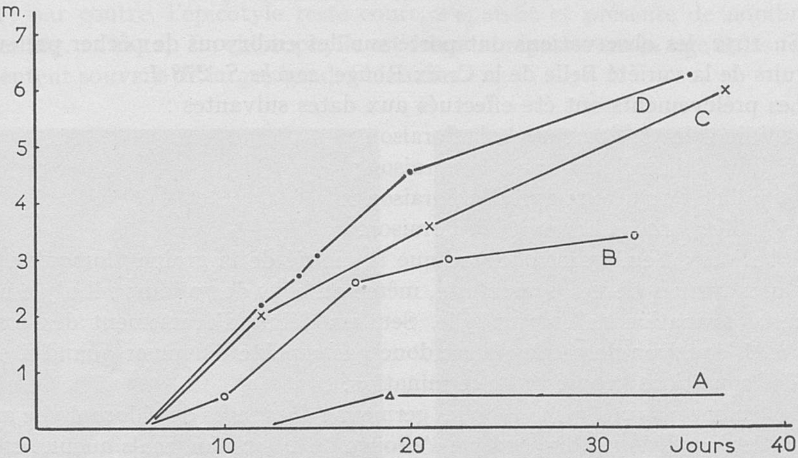


FIG. 9. — *Croissance de la racine en fonction de l'époque de prélèvement des embryons* (*pêcher S.* 491-1).
Embryons prélevés A : 110 jours après la floraison,
B : 123 jours après la floraison,
C : 137 jours après la floraison,
D : 157 jours après la floraison.



FIG. 10. — *Croissance de la tige en fonction de l'époque de prélèvement des embryons* (*pêcher S.* 491-1).
Embryons prélevés A : 110 jours après la floraison,
B : 123 jours après la floraison,
C : 137 jours après la floraison,
D : 157 jours après la floraison.

On constate que la rapidité de croissance de la jeune plantule est d'autant plus grande que l'embryon est prélevé plus tard (fig. 9 et 10). De plus, le système radiculaire s'allonge rapidement et atteint sa taille quasi définitive au bout de 20 jours,

alors que l'épicotyle s'allonge plus tard que la racine et poursuit sa croissance entre le 20eme et le 30eme jours après la mise en germination.

Variété Belle de la Croix-Rouge

En 1952, les observations ont porté sur des embryons de pêcher prélevés dans des fruits de la variété Belle de la Croix Rouge, *souche S. 278-1.*

Les prélèvements ont été effectués aux dates suivantes :

21 juin soit 80 jours après la floraison ;
30 juin 90 jours après la floraison ;
15 juillet 105 jours après la floraison ;
30 juillet 120 jours après la floraison.

A 80 jours, l'embryon n'occupe que la moitié de la graine ; lorsqu'on le place sur gélose, aucune vie ne se manifeste, même au bout de 70 jours ; il n'y a ni germination, ni formation de chlorophylle. Seul un début d'écartement des cotylédons est noté. L'embryon de cet âge n'est donc pas capable d'évoluer quand il est placé dans des conditions propres à la germination.

Les embryons prélevés à 90 jours germent : des traces de chlorophylle apparaissent sur les cotylédons, l'hypocotyle s'allonge de 1 à 2 mm, mais aucune croissance ne se manifeste ; les tissus sont incapables de se différencier et de s'accroître.

Prélevés à 105 jours, les embryons sont capables de former davantage de chlorophylle. L'épicotyle et l'hypocotyle s'allongent et atteignent au bout de 30 jours une longueur de 40 mm. Les feuilles sont filiformes. Par la suite, la croissance s'arrête et l'extrémité de la tige dépérit, ce qui indique une faible rusticité des jeunes plants.

Les amandes âgées de 120 jours se comportent d'une manière analogue ; leur croissance est légèrement plus rapide, de sorte que 3 semaines après leur germination les jeunes plants sont plus développés que ceux du prélèvement prédédent. Un arrêt de la croissance se manifeste au bout de 4 à 5 semaines.

Hybride Amandier × Pêcher

Une étude analogue a été entreprise avec des embryons d'un hybride amandier x pêcher (*souche S. 626*), se rapprochant plus du pêcher que de l'amandier par son comportement (floraison et maturité des fruits).

Les prélèvements d'amandes furent effectués aux dates suivantes :

11 juin soit 70 jours après la floraison ;
21 juin 80 jours après la floraison ;
30 juin 90 jours après la floraison ;
15 juillet 105 jours après la floraison ;
30 juillet 120 jours après la floraison.

Nous avons observé des phénomènes analogues à ceux que nous avons trouvés sur pêcher. Leur évolution est la même, mais elle est plus rapide.

Les amandes âgées de 70 jours n'occupent qu'une partie de la graine ; mises sur gélose, elle se montrent incapables de former de la chlorophylle, bien que leurs cotylédons soient écartés ; ni l'épicotyle ni l'hypocotyle ne se développent. On retrouve le comportement des amandes de pêcher âgées de 80 jours.

Les amandes prélevées à 80 jours ne forment que très peu de chlorophylle ;

l'épicotyle ne s'allonge pratiquement pas, tandis que les racines atteignent au bout de 4 semaines une longueur de 20 à 50 mm.

Dans les cotylédons des amandes de 90 jours, la chlorophylle se forme, la vitesse de croissance des racines est normale et ces organes s'allongent rapidement jusqu'à 100 mm ; par contre, l'épicotyle reste court, s'épaissit et présente de nombreuses anomalies (fig. 11 et 12). La chlorophylle est très mal répartie sur la tige et les feuilles qui présentent souvent de larges bandes blanches.

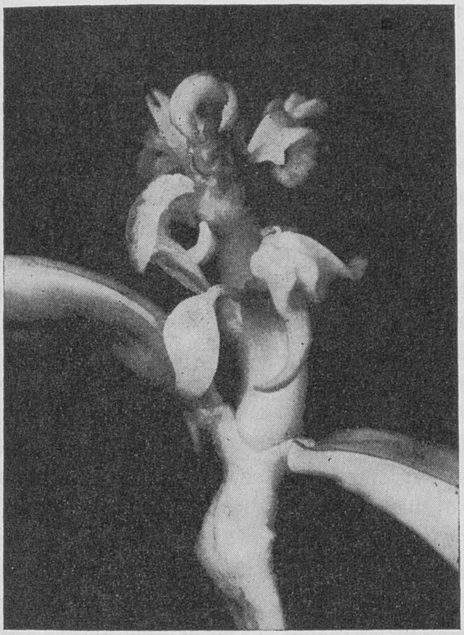


FIG. 11. — *Germination d'un embryon d'hybride amandier × pêcher S. 626, prélevé à l'âge de 90 jours. L'hypocotyle est normal. L'épicotyle présente des anomalies : épaississement de la tige, feuilles épaisses, mal différenciées et non chlorophylliennes.*

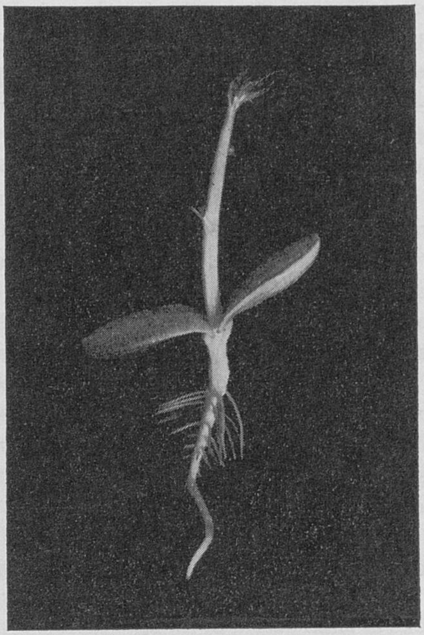


FIG. 12. — *Germination d'un embryon d'hybride amandier × pêcher prélevé à l'âge de 150 jours. Les anomalies précédentes ne se manifestent plus, ce qui traduit l'acquisition d'un certain degré de maturité physiologique.*

Les amandes de 105 à 120 jours donnent naissance à des plants plus vigoureux, dont les tiges présentent un moins grand nombre d'anomalies ; en particulier, les feuilles sont mieux différenciées et la chlorophylle est répartie uniformément.

Dans l'exemple de l'amandier x pêcher, la maturité de l'amande s'acquiert progressivement, comme pour le pêcher ; le système radiculaire trouve très vite son équilibre, en une dizaine de jours, alors que l'épicotyle présente de nombreuses anomalies ou monstruosités pendant une trentaine de jours.

PRUNIER EUROPÉEN

En 1951, les observations ont porté sur des embryons de la variété *Prune d'ente, souche P. 448*.

Les prélèvements ont été effectués aux dates suivantes :

10 juillet soit 100 jours après la floraison ;

21 juillet 111 jours après la floraison ;
1[er] août 122 jours après la floraison ;
25 août 148 jours après la floraison (maturité du fruit).

Les amandes prélevées à 100 jours ont atteint leurs dimensions définitives. Elles sont capables d'écarter leurs cotylédons et de former de la chlorophylle. Par contre, aucun phénomène d'allongement ne se manifeste, ni pour l'axe hypocotylé, ou la racine, ni pour l'épicotyle. Les amandes restent dans cet état pendant 6 semaines, puis brunissent et meurent.

Les amandes prélevées à 111 jours ont une racine et une tige épicotylée capables de s'allonger, mais leur croissance est extrêmement faible ; l'épicotyle atteint 20 à 30 mm au bout de 4 semaines. La transplantation d'une partie seulement des embryons est possible 4 à 6 semaines après la mise en germination, mais les jeunes plants se montrent très sensibles aux parasites et la moitié des plants repiqués meurent. Les feuilles formées sont anormalement petites, allongées ou recroquevillées.

Les amandes prélevées à 122 jours se comportent d'une manière analogue, la racine s'allonge cependant un peu plus rapidement.

Enfin, pour les amandes prélevées à la maturité du fruit, c'est-à-dire 148 jours après la floraison, la racine s'allonge rapidement et la transplantation de tous les plants est possible au bout de 2 à 3 semaines. La tige s'allonge toujours très peu, ne dépassant pas 40 mm, mais elle porte de petites feuilles de forme normale.

Les observations de 1952 correspondent exactement à celles de 1951 que nous venons de citer.

Les essais ont porté sur les deux variétés de prunier européen, *Stark Green Gage* et *Reine Claude de Bavay*, demandant respectivement 120 et 150 jours pour mûrir leurs fruits.

Les embryons furent prélevés les 1[er], 15 et 30 juillet, soit 90, 105 et 120 jours après la floraison. Les embryons des deux variétés se sont comportée de la même façon.

Conclusion

Ces essais mettent en évidence l'existence d'un premier stade de maturité physiologique qui est atteint progressivement. A ce stade, l'embryon dépourvu de ses téguments est capable de différencier des organes à peu près normaux. Cette progression est relativement rapide et ne se produit que lorsque l'embryon a atteint sa taille définitive.

Les diverses phases sont, pour le pêcher et le prunier européen : la formation de chlorophylle dans les cotylédons à partir du 90[eme] jour ; l'allongement de l'hypocotyle et de la racine, à partir du 110 [eme] jour ; l'allongement et le début d'organisation de l'épicotyle, à partir du 110[eme] jour également.

Nous retiendrons le fait que la racine atteint rapidement, en l'espace de 10 jours, sa maturité physiologique, et qu'elle présente assez peu d'anomalies. L'épicotyle parvient plus lentement à sa maturité, soit en 25 à 30 jours, et présente toujours de nombreux organes anormaux. Ces anomalies, tige épaisse, feuilles déformées (laciniées, épaissies, et sans nervure médiane), où la répartition de la chlorophylle est irrégulière, sont d'autant plus marquées que l'embryon est prélevé à un âge plus jeune. Elles s'atténuent partiellement et progressivement au-delà du 120[eme] jour et l'intensité de leur manifestation indique l'âge auquel l'embryon a été prélevé.

Nous sommes donc amené à considérer cette date de 120 jours après la floraison comme une date critique pour la réussite de la germination et de la mise en végétation des embryons en milieu stérile non nutritif.

En deçà de 120 jours, la croissance est trop faible, les anomalies de l'épicotyle trop nombreuses, la sensibilité au milieu extérieur trop forte pour que l'embryon puisse être viable. On est alors obligé d'avoir recours aux techniques de culture d'embryon sur milieu nutritif. Celui-ci apporte à l'embryon des matières énergétiques qu'il ne possède pas encore (en particulier du glucose, des protides et des lipides) et qu'il accumule normalement entre le 100eme jour et le 120eme jour lorsqu'il reste dans le fruit.

Ces observations permettent d'expliquer que les variétés de pêcher dont les fruits mûrissent en moins de 120 jours ont des graines incapables de germer, si ce n'est à un taux très faible, de 10 à 15 p. 100. Les embryons des variétés précoces évoluent cependant très rapidement. KESTER et HESSE (46) indiquent, pour le pêcher, que l'aptitude de l'embryon au développement s'acquiert en 15 jours pour la variété précoce Arp Beauty, et en 4 à 5 semaines pour la variété tardive Lovell.

Si l'évolution physiologique que nous avons ainsi mise en évidence apparaît comme un phénomène général que l'on retrouve chez des espèces différentes, la rapidité de son déroulement diffère sensiblement suivant les espèces.

Nos observations indiquent que l'amande d'abricotier a terminé son évolution en moins de 90 jours ; les embryons de cerisier, d'après les faits signalés par TUKEY, atteindraient leur maturité physiologique vers le 45eme jour.

Nous n'avons pu confirmer l'observation de TUKEY selon laquelle, à maturité, la chlorophylle n'apparaissait plus dans les cotylédons. Enfin, les âges auxquels nous observons les mêmes phénomènes que TUKEY sont légèrement différents.

D'abord, les conditions de milieu de germination ne sont pas les mêmes, celui de TUKEY permettant à l'évolution de se poursuivre ; ensuite, les variétés n'ont pas toujours un comportement identique ; enfin, un embryon d'un âge donné n'a pas exactement la même maturité physiologique suivant qu'on le prend dans le sud-ouest de la France ou dans l'état de New York. Les conditions climatiques interviennent, les faibles différences s'accumulent, et des écarts de 10 à 15 jours entre nos appréciations et celles de TUKEY sont très explicables.

CHAPITRE IV

PHÉNOMÈNE DE NANISME PHYSIOLOGIQUE DES JEUNES PLANTS

En étudiant la germination des embryons et les premières phases de leur croissance, nous avons mis en évidence une évolution dans la maturité de l'embryon. Nous allons maintenant observer les plants issus de ces différents embryons et décrire leur végétation alors qu'ils sont maintenus dans des conditions normales de croissance, sans facteur externe limitant (température trop faible ou trop élevée, absence de lumière, manque d'eau ou carence en éléments nutritifs).

Nous continuerons à prendre comme exemple et comme type des jeunes plants de pêcher. Ils ont été obtenus à partir d'embryons bien formés que l'on a fait germer dès le mois d'août après l'élimination des téguments et que l'on a transplantés trois ou quatre semaines plus tard dans un compost convenable. Ces plants sont maintenus en serre à une température supérieure à 12° C pendant tout l'automne et pendant l'année suivante.

Si on les compare à des plants obtenus naturellement à partir de graines stratifiées, on constate qu'ils se caractérisent par certains phénomènes déjà décrits partiellement par plusieurs auteurs et que nous avons observés tous les ans depuis huit ans. Ces phénomènes consistent d'une part en anomalies foliaires, d'autre part en un comportement particulier de la tige épicotylée (fig. 13, 14 et 15).

Les anomalies foliaires frappent l'œil de tout observateur, même non averti. Elles sont plus ou moins fréquentes suivant les individus et ressemblent aux déformations que l'on a observées sur de jeunes plants issus d'embryons très jeunes. Il s'agit surtout de la formation de pièces foliacées longues et étroites ressemblant à des stipules ; de la formation de feuilles élargies, déformées, présentant un limbe gaufré et une nervure principale très courte (ces organes sont appelés par certains auteurs « oreilles d'éléphant ») ; d'anomalies et d'irrégularités dans la formation ou dans la répartition de la chlorophylle (il n'est pas rare de trouver des organes presqu'entièrement albinos dont la forme ne rappelle absolument rien de connu).

Les toutes premières feuilles formées, à la base de l'épicotyle, ressemblent à des stipules et ne sont pas fonctionnelles que pendant quelques semaines ; elles tombent rapidement. Par contre, les feuilles d'un rang plus élevé sont celles parmi lesquelles on trouve les déformations que nous venons de décrire.

La tige épicotylée présente un sommet qui s'épaissit, s'aplatit ou s'élargit. L'allongement de la tige s'arrête bientôt, tandis que de nouvelles feuilles continuent à se former pendant quelque temps encore. Il en résulte des entrenœuds très courts,

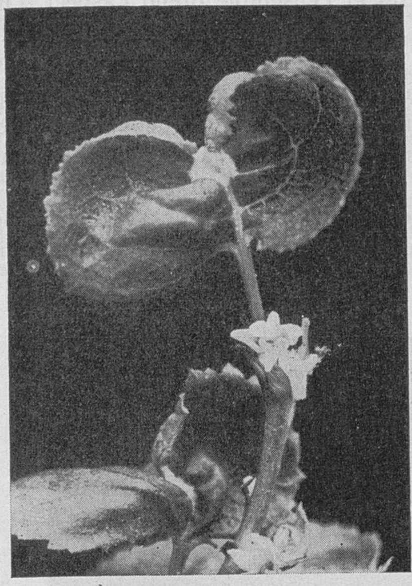


FIG. 13

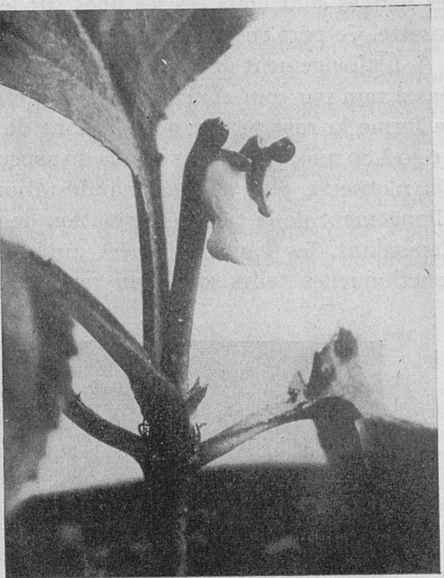


FIG. 14

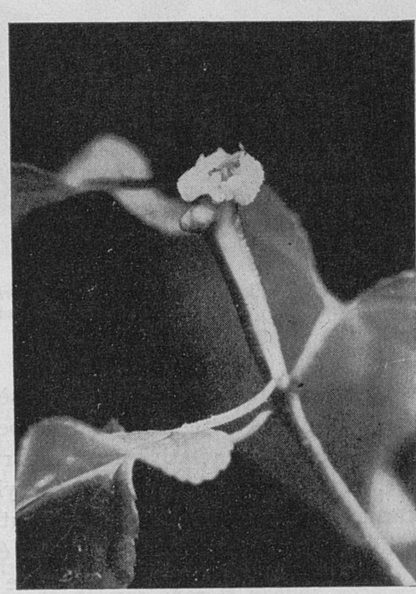


FIG. 15

FIG. 13, 14 et 15 — *Phénomènes de nanisme physiologique* :
— « oreilles d'éléphant » sur abricotier ;
— organe albinos informe sur cerisier ;
— extrémité de la tige épicotylée déformée et sans chlorophylle sur abricotier

les feuilles sont empilées les unes sur les autres et l'ensemble prend l'aspect d'une rosette. Ce port en rosette est caractéristique des plantes que nous étudions (fig 16).

L'allongement de la tige est très lent dès la germination. Son rythme ne dépasse pas 2 mm par jour et il s'arrête progressivement en 4 à 8 semaines : c'est ainsi que se forme la rosette que nous venons de décrire. Les plants atteignent une hauteur de 40 à 80 mm, ce qui leur donne un aspect nain, puis ils passent à l'état de vie latente. On n'observe plus aucune manifestation de croissance pendant cette période : ni allongement de la tige, ni formation de feuilles. On dit que le plant est en dormance. Cependant, les feuilles formées antérieurement ne tombent pas et restent même fonctionnelles : elles sont d'un vert accentué.

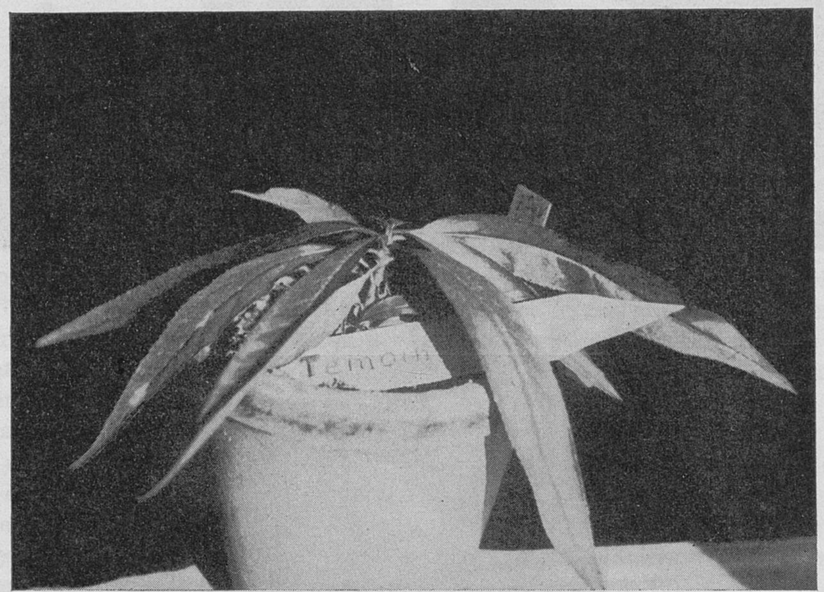


FIG. 16. — *Pêcher âgé de 60 jours provenant d'un embryon non stratifié, présentant les entrenœuds courts et la rosette de feuilles caractéristiques des plantes physiologiquenment naines.*

On constate encore parfois un dépérissement par dessèchement de l'extrémité de la tige, se produisant plus ou moins tôt à l'automne ou pendant l'hiver.

Quant au système radiculaire, il est relativement important par rapport au volume de la partie aérienne. Parfois, il arrive que l'hypocotyle s'allonge un peu sans qu'aucune racine ne se forme, de sorte que le plant ne peut bientôt plus se nourrir par ses propres moyens, les réserves des cotylédons étant épuisées. Dans ce cas, il n'est pas transplanté. Nous n'avons observé que rarement ce phénomène du développement de l'épicotyle sans que le système radiculaire s'accroisse. En général, donc, les racines se forment sans présenter d'anomalies ; leur croissance se poursuit tant que les conditions extérieures sont favorables. Aucun auteur n'a jamais signalé de dormance du système radiculaire.

La partie aérienne et la partie souterraine de nos plants ont donc des comportements différents ; la dormance des bourgeons de la tige, les entrenœuds courts

et les anomalies foliaires que nous avons observés indiquent une différenciation ou une maturité physiologique incomplètes de ces organes, tous issus du méristème de l'épicotyle. L'ensemble de ces phénomènes révèle une certaine « paresse » de l'épicotyle, incapable de déterminer une croissance normale alors que la germination s'est effectuée dans de bonnes conditions. Il ne s'agit pas à proprement parler de « dormance » de l'épicotyle, comme certains auteurs ont voulu le voir, mais plutôt d'une activité en partie anormale et en partie ralentie qui aboutit finalement à des phénomènes de nanisme et à une dormance. Depuis 1956, certains auteurs et en particulier Miss BARTON (5) ont proposé l'expression de « nanisme physiologique » pour désigner ces phénomènes. Il s'agit de plants qui sont nains par « paresse » de l'épico-

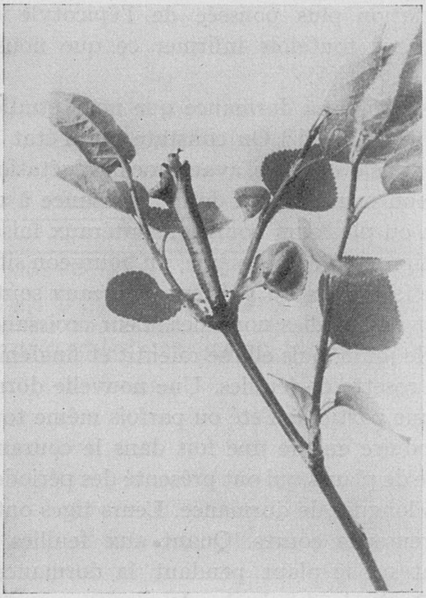


FIG. 17. — *Reprise de la végétation sur un plant d'abricotier physiologiquement nain ; on constate l'avortement du méristème terminal et le départ des bourgeons axillaires donnant naissance à des rameaux à feuilles normales.*

tyle, mais qui deviennent normaux à la suite de traitements affectant leur physiologie et en particulier après une exposition à des températures basses, ainsi que nous le verrons plus tard. Par opposition au nanisme physiologique, il existe un « nanisme génétique » qui se manifeste chez des plantes possédant certaines combinaisons génétiques.

Les différentes particularités qui caractérisent le phénomène de nanisme physiologique que nous venons de décrire chez le pêcher, existent en réalité chez toutes les espèces fruitières, à noyau et à pépins, mais avec des intensités variables. On retrouve des anomalies foliaires dans la plupart des cas.

Le pêcher nain physiologique se caractérise par sa tige courte (40 à 80 mm après plusieurs mois de végétation), terminée par une rosette de 10 à 20 feuilles. L'abricotier montre un nanisme moins marqué ; les feuilles ne sont pas toujours disposées

en rosette et la tige s'allonge jusqu'à 200 mm avant d'entrer en dormance. Le prunier européen, ainsi que le cerisier, forment une rosette absolument typique, où l'on ne trouve que 6 à 10 feuilles plus ou moins déformées, portée par une tige très courte ne dépassant pas, généralement, 30 mm.

Les phénomènes de nanisme physiologique correspondent à un certain degré de maturité de l'embryon et il faut des modifications importantes dans le métabolisme pour qu'ils ne se manifestent plus, l'embryon donnant alors naissance à une plante normale. Cependant, nous avons constaté que des amandes simplement conservées au sec pendant quelque temps, puis réhydratées, donnent naissance à des plants présentant moins d'anomalies foliaires que ceux qui proviennent d'embryons prélevés à l'état frais et mis à germer immédiatement. Ces faits indiquent une différenciation plus poussée de l'épicotyle consécutive au dessèchement de l'amande, sans toutefois infirmer ce que nous avons dit précédemment.

Que deviennent les plants en dormance que nous étudions si on les maintient toujours en serre à l'abri du froid ? On constate que l'état latent persiste pendant plusieurs mois, environ trois ou quatre, avant que la végétation ne réapparaisse. C'est très rarement le bourgeon terminal qui donne naissance à une nouvelle tige, mais la plupart du temps un ou plusieurs bourgeons latéraux faisant partie de la rosette entrent en végétation (fig. 17). Parfois même, un bourgeon situé à la base de la tige se développe. De toute façon, un ou plusieurs rameaux sont en croissance pendant le printemps et forment des feuilles normales. Leur croissance est d'abord normale pendant une vingtaine de jours, puis elle se ralentit et finalement s'arrête, tandis que se forme une deuxième rosette de feuilles. Une nouvelle dormance s'établit alors et se maintient pendant une partie de l'été ou parfois même toute la saison. Le même phénomène peut se produire encore une fois dans le courant de l'année et l'on se trouve alors en présence de plants qui ont présenté des périodes courtes de végétation suivies de périodes plus longues de dormance. Leurs tiges ont des succesions d'entrenœuds longs et d'entrenœuds courts. Quant aux feuilles formées pendant une végétation, elles restent sur le plant pendant la dormance qui s'établit ensuite et ne tombent qu'après la levée de la dormance, pendant la végétation suivante.

Nous avons essayé, à l'aide d'observations fréquentes, de comparer le comportement de la tige chez des plantes physiologiquement naines et chez des plantes normales de pêcher S. 305-1. A l'aide des mensurations de la longueur de la tige, nous avons calculé la croissance hebdomadaire, c'est-à-dire l'allongement de la tige en une semaine, à partir de la transplantation en pot 3 semaines après la germination. Les résultats sont rassemblés ci-dessous pour 5 pêchers normaux (stratifiés) et 7 pêchers physiologiquement nains (fig. 18 et 19).

Pêchers normaux

Nb. de semaines depuis la germination	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Allongement hebdomadaire de la tige en mm	20	26	49	70	91	77	65	45	53
Nb. de semaines depuis la germination	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Allongement hebdomadaire de la tige en mm	49	44	33	33	24	19	33	29	39

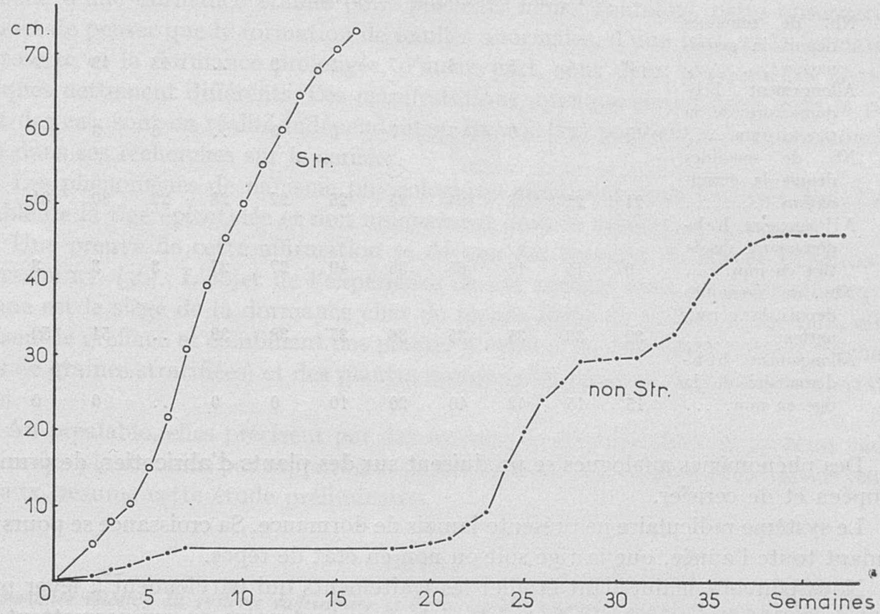


FIG. 18. — *Croissance de la tige de jeunes plants de pêchers S. 305-1 depuis la germination. Comparaison entre plants normaux stratifiés (Str.) et plants physiologiquement nains (non Str.). Les plants normaux provenaient de graines stratifiées pendant 110 jours à 2 °C (15 février — 1er mai).*

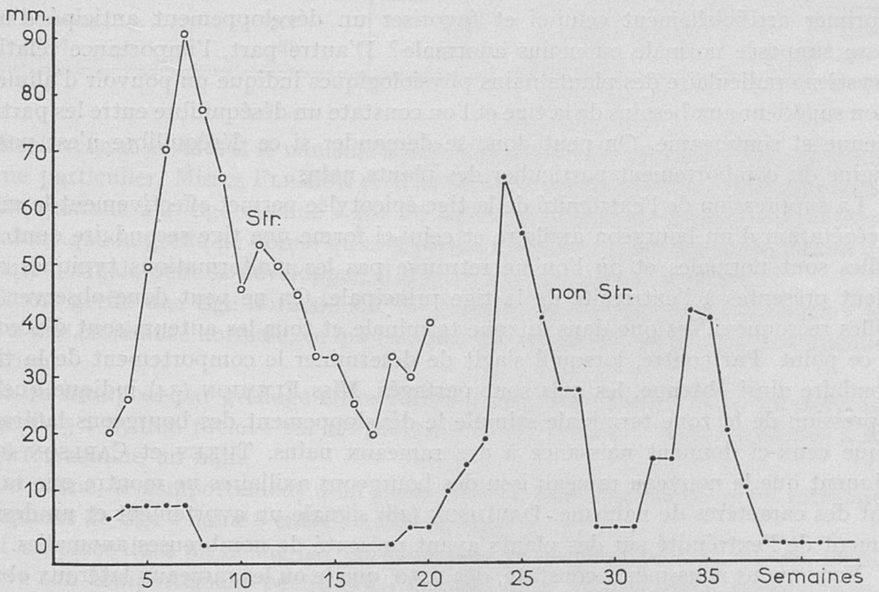


FIG. 19. — *Allongement hebdomadaire de la tige de jeunes plants de pêcher S. 305-1 à partir de la troisième semaine puis de la germination. Comparaison entre plants normaux stratifiés (Str.) et plants physiologiquement nains (non Str.). Les plants normaux provenaient de graines stratifiées pendant 110 jours à 2 °C (15 février — 1er mai).*

Pêchers physiologiquement nains

Nb. de semaines depuis la germination	3	4	5	6	7	8	9	..	18	19	20
Allongement hebdomadaire de la tige en mm.....	5	7	7	7	7	0	0	..	0	3	3
Nb. de semaines depuis la germination..........	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Allongement hebdomadaire de la tige en mm.....	9	14	18	65	55	40	27	27	3	3	3
Nb. de semaines depuis la germination..........	32	33	34	35	36	37	38	39	..	51	52
Allongement hebdomadaire de la tige en mm.....	15	15	42	40	20	10	0	0	..	0	0

Des phénomènes analogues se produisent sur des plants d'abricotier, de prunier européen et de cerisier.

Le système radiculaire ne présente jamais de dormance. Sa croissance se poursuit pendant toute l'année, que la tige soit ou non en état de repos.

Nous pouvons maintenant étudier les traitements qui parviennent à lever prématurément la dormance des plants physiologiquement nains ou qui permettent de les transformer partiellement ou totalement en plants normaux. Un certain nombre d'interventions « mécaniques » sont suggérées par les observations que nous venons de faire. En particulier, la levée de la dormance affectant souvent un bourgeon axillaire, ce qui traduit une carence du méristème terminal, pourquoi, dès lors, ne pas supprimer artificiellement celui-ci et favoriser un développement anticipé d'une pousse supposée normale ou moins anormale ? D'autre part, l'importance relative du système radiculaire des plants nains physiologiques indique un pouvoir d'alimentation supérieur aux besoins de la tige et l'on constate un déséquilibre entre les parties aérienne et souterraine. On peut donc se demander si ce déséquilibre n'est pas à l'origine du comportement particulier des plants nains.

La suppression de l'extrémité de la tige épicotylée permet effectivement la mise en végétation d'un bourgeon axillaire et celui-ci forme une tige secondaire dont les feuilles sont normales et où l'on ne retrouve pas les malformations typiques qui étaient présentes à l'extrémité de la tige principale. On ne peut donc observer de feuilles recroquevillées que dans la zone terminale et tous les auteurs sont d'accord sur ce point. Par contre, lorsqu'il s'agit de déterminer le comportement de la tige secondaire ainsi obtenue, les avis sont partagés. Miss Flemion (34) indique que la suppression de la zone terminale stimule le développement des bourgeons latéraux et que ceux-ci donnent naissance à des rameaux nains. Tukey et Carlson (99) indiquent que le nouveau rameau issu des bourgeons axillaires ne montre que rarement des caractères de nanisme. Davidson (28) signale un avortement et un dessèchement de l'extrémité sur des plants ayant présenté de nombreuses anomalies.

Nous avons nous-même constaté, dès 1950, que le ou les rameaux latéraux obtenus par la suppression de l'extrémité de la tige s'accroissent pendant quelques semaines, atteignent une longueur de 100 à 150 mm, puis entrent en dormance en formant une rosette de feuilles normales. On se trouve donc toujours en présence de ce phé-

nomène d'une dormance établie pour plusieurs mois. Toutefois, cette observation permet de penser que la formation de feuilles anormales, d'une part, et la formation de rosette et la dormance prolongée, d'autre part, sont deux phénomènes physiologiques nettement différents. Ces manifestations, quoique simultanées dans la plupart des cas, sont en réalité indépendantes. BRAAK (11) parvient à la même conclusion dans ses recherches sur le cerisier.

Les phénomènes de nanisme physiologique paraissent ainsi localisés dans l'ensemble de la tige épicotylée et non uniquement dans le méristème terminal.

Une preuve de cette affirmation se dégage des travaux de Misses FLEMION et WATERBURY (36). L'objet de l'expérience de ces auteurs était de déterminer quel organe est le siège de la dormance chez de jeunes semis de pêcher. Pour celà, elles utilisent le greffage et combinent des plantes à rythme de croissance normal (pêchers issus de graines stratifiées) et des plantes naines (pêchers issus de graines non stratifiées).

Au préalable, elles précisent par des mesures la disproportion du système radiculaire des plants nains par rapport à la partie aérienne. Le tableau 7, extrait de leurs travaux, résume cette étude préliminaire.

TABLEAU 7

Importance relative du système radiculaire et de la partie aérienne chez de jeunes pêchers (36)

	Longueur de la tige en mm	Matière sèche totale en g	M. S. dans		% de M. S.	
			tige	racine	tige	racine
Pêchers normaux	217	4,28	2,85	32	68	1,43
Pêchers nains	32	2,00	1,08	46	54	0,92

Recherchant ensuite si le nanisme a une origine externe ou s'il est lié à un métabolisme particulier, Misses FLEMION et WATERBURY ont effectués les essais suivants.

En greffant une tige « naine » sur un système radiculaire normal, les auteurs constatent que la greffe ne donne qu'une plante « naine » ; si un bourgeon latéral de la plante normale peut se développer, il a alors une croissance normale.

Si on greffe une tige normale sur un système radiculaire de plant « nains », la greffe a une croissance normale, ce qui indique que les racines ne provoquent aucune inhibition.

Si on interpose par greffage entre racine et tige d'un plant « nain » un morceau de tige de 5 à 15 mm prélevé sur un pêcher normal, le plant « nain » continue à se comporter comme un nain.

De même, le comportement d'un plant normal n'est pas affecté si on intercale un fragment de tige « naine » entre racines et tige.

Si on place dans un même pot un plant nain et un plant normal, chaque plant conserve son comportement particulier, bien que leurs racines soient enchevêtrées.

Il ressort de ces travaux que les phénomènes de nanisme n'ont pas leur origine dans le système radiculaire, mais dans le système aérien. Il s'agit donc uniquement de nanisme de l'épicotyle. Les symptômes de plante naine ne peuvent pas être transmis

par greffage à une plante normale et inversement. Il ne semble donc pas exister de facteur déterminant la caractère nain ou déterminant le caractère normal qui soit capable de diffuser à travers le point de greffe.

On n'a pas encore tenté de réaliser des greffes de cotylédons de plants nains et normaux, afin de déterminer leur rôle dans les phénomènes de nanisme. La suppression quasi totale des cotylédons sur des embryons stratifiés gêne beaucoup le rythme de la croissance des jeunes plants, mais en aucun cas on n'observe de phénomènes de nanisme : rosette et dormance. On obtient des plants de petite taille mais qui se maintiennent en végétation et qui sont des « miniatures ». Cependant, HESSE et KESTER (42) indiquent qu'ils ont obtenu des ports en rosette à partir de graines de pêcher stratifiées auxquelles ils avaient enlevé la majeure partie de leurs cotylédons.

Le phénomène de nanisme physiologique qui s'observe chez les jeunes plants non stratifiés est localisé dans les organes dérivés de l'épicotyle. Nos travaux nous amènent à considérer en fait deux phénomènes distincts. Les anomalies rencontrées sur les pièces foliaires sont dues à l'insuffisance de maturité du méristème terminal ; elles disparaissent si ce méristème est supprimé et n'apparaissent pas si l'embryon s'est desséché avant la germination. Le nanisme physiologique véritable affecte principalement les tiges et se traduit par une croissance faible ou nulle provoquant des rosettes de feuilles et des dormances qui peuvent se maintenir pendant des mois. Seuls des traitements modifiant profondément l'état physiologique de la plante permettent de remédier à cette paresse.

CHAPITRE V

MODIFICATION DU NANISME PHYSIOLOGIQUE PAR L'ACTION DE DIVERS FACTEURS PHYSIQUES

Les jeunes plants nains physiologiques provenant d'embryons non stratifiés présentent le mode particulier de végétation que nous venons de décrire tant que les conditions du milieu varient peu et restent favorables à la croissance. Par contre, ce mode de végétation se modifie lorsque les facteurs du milieu varient sensiblement ; la plante prend alors un comportement beaucoup plus classique. Ce chapitre est consacré à l'influence exercée par les facteurs physiques du milieu et aux variations de ces derniers susceptibles de transformer un embryon ou une jeune plante nains physiologiques en embryon ou plante normaux.

On sait déjà que, dans la nature, les graines d'arbres fruitiers ne germent qu'au printemps, plusieurs mois après la maturité des fruits. Dans la pratique horticole, ces graines sont stratifiées avant la germination, c'est-à-dire soumises aux conditions hivernales après avoir été placées dans du sable ou de la mousse humide. On sait également que les plantes issues de ces graines stratifiées ont une végétation normale qui se maintient pendant plusieurs mois ; les phénomènes de nanisme ne se manifestent pas. On en déduit que la pratique de la stratification empêche l'apparition des caractères nains, en modifiant les aptitudes de l'embryon dans un sens bénéfique pour la plante. Une phase nouvelle intervient alors pendant ce traitement hivernal, conduisant l'embryon à l'acquisition d'un niveau de maturité plus élevé. On dit que le traitement par stratification provoque une « post-maturation » de la graine.

Les études de TUKEY et CARLSON (99) indiquent qu'il ne se produit pas de modifications histologiques pendant la post-maturation. Il s'agit uniquement d'une évolution physiologique qui agit sur la vigueur générale du plant et sur sa croissance.

La température basse est connue depuis très longtemps pour être le principal facteur intervenant dans la post-maturation des graines d'arbres fruitiers. Ce phénomène s'apparente alors à la printanisation des graines de céréales. De nombreux biologistes ont entrepris des études sur des noyaux ou des embryons afin de déterminer avec précision les conditions d'efficacité de ce traitement par le froid.

La méthode de germination prématurée des embryons sur support gélosé semble idéale pour de telles études, car elle permet de réaliser des essais systématiques dans des conditions de milieu bien définies. En particulier, il est possible de déterminer l'efficacité des différentes températures, la durée optimale du traitement pour chaque

température, le stade auquel l'embryon est réceptif et, enfin, les facteurs du milieu autres que les basses températures qui favorisent la post-maturation.

L'interprétation des résultats obtenus permet alors de mieux déceler et de mieux expliquer les processus physiologiques qui interviennent dans la post-maturation. On peut faire agir le froid soit avant la germination, dès que l'embryon est déposé sur la gélose, soit pendant la germination, après l'étalement des cotylédons qui met à nu l'épicotyle, soit enfin après la germination, lorsque la plante est naine.

On voit alors tout l'intérêt de cette méthode de travail et toutes les possibilités d'étude qu'elle offre.

Nous étudierons l'action des différents facteurs physiques du milieu (température ou lumière) successivement sur des graines, des embryons ou des jeunes plants nains.

I. — Action des basses températures (inférieures à 10°C).

1. Sur graines sèches

Les graines conservées au laboratoire ont une vie très ralentie et leur faible teneur en eau (inférieure à 50 p. 100) ne permet qu'une activité métabolique extrêmement réduite. Les graines sont alors insensibles à l'action des facteurs du milieu. Elles se conservent pendant de nombreux mois, quelle que soit la température. Le froid, même prolongé, n'a aucune action physiologique sur l'embryon. Les températures moyennes, si elles se maintiennent au-delà d'un an, provoquent un « vieillissement » des graines et une baisse du pouvoir germinatif.

2. Sur graines humides

Maintenues en milieu humide, les graines ont une activité métabolique appréciable. Elles sont sensibles à l'action de la température, car la teneur en eau n'est plus alors le facteur limitant de la manifestation des phénomènes vitaux.

Les graines d'arbres fruitiers ne germent naturellement qu'après une période de post-maturation à des températures voisines de 0° C dans un milieu humide (sable, mousse, tourbe). L'excès d'humidité provoque des asphyxies et des pourritures des graines et nuit à leur vitalité. Il est essentiel que le milieu soit suffisamment aéré et que des échanges gazeux puissent s'effectuer. Cependant, Gilmore (37) indique qu'en milieu absolument stérile, la post maturation intervient quand même dans des graines de pêcher immergées complètement mais à une vitesse deux fois plus lente que la vitesse normale.

Des essais systématiques en chambre froide où les variations de température sont minimes montrent que la post maturation intervient entre deux températures limites, la température minimale étant O°C, la température maximale étant 7° C ou 10° C, suivant les auteurs et les espèces étudiées. Cette post maturation est effective lorsque la graine a été exposée à une température convenable, pendant une durée suffisamment longue, de l'ordre de 3 mois. On parvient même à mettre en évidence une température optimale, voisine de 5° C, qui permet à la post-maturation de s'effectuer à une vitesse plus grande, de sorte que le traitement dure moins longtemps ou donne de meilleurs résultats. Les besoins de chaque espèce pour obtenir la post-maturation des graines sont rassemblés dans le tableau 8.

TABLEAU 8

Stratification des espèces du genre Prunus
d'après
BRASE K.D. (14)= B — CROCKER W. (24) = C
et KAINS M. G. & L. M. MC QUESTEN (43) = K

Espèces	Température efficace en °C	Température optimale en °C	Durée en jours
P. americana C	1 — 5	5	150
K	0 — 10	5	150
P. avium B	0,5 — 10	5	120 — 140
K	0 — 10	5	90
P. Besseyi B	0,5 — 10	4,5	60 — 90
P. cerasifera (prunier myrobolan) B	4,5 — 10	4,5	100 — 120
P. cerasus (Montmorency) K	0 — 10	5	120
P. cerasus (Early Richmond) K carpel intact	0 — 5	0	90
out of carpel	0 — 10	0	60
P. domestica (prunier Ackerman) B	4,5 — 10	4,5	120 — 130
P. mahaleb B	0,5 — 10	5	90 — 100
P. persica B (variété Lovell)	0,5 — 10	7	120 — 130
C	5 — 10	5	60 — 90
K carpel intact	0 — 10	5 — 10	60 — 100
out of carpel	0 — 10	5	35 — 60
P. simonii (apricot plum) K carpel intact	0 — 10	10	45
out of carpel	0 — 10	5	25
P. tomentosa B	0,5 — 10	4,5	60 — 75
K carpel intact	0 — 10	5	75
out of carpel	5 — 10	5	42
Abricotier B	4,5 — 10	7	60 — 70
Damson plum K carpel intact	5 — 10	5	110
out of carpel	0 — 10	5	84

Si les graines sont maintenues à basse température au-delà de la période pendant laquelle s'effectue la post-maturation, un début de germination se produit ; la racine et la tige s'allongent, malgré la présence du noyau et des téguments qui se fendent et qui libèrent l'embryon de l'entrave mécanique qu'ils représentaient. La germination évolue évidemment très lentement, puisque la température n'est pas favorable. Cette manifestation de vie permet de déterminer empiriquement l'époque où la post-maturation est achevée. La post-maturation se traduit alors par l'acquisition d'une puissance vitale, d'une vigueur telles que les processus de germination ont lieu même à des températures voisines de O° C. GILMORE (37), étudiant le comportement de graines de la variété de pêcher Lovell, maintenues après élimination des noyaux en milieu humide à la température de 2° C (36° F), constate l'apparition des premières racines à partir du 70eme jour du traitement ; à 85 jours, la moitié des graines ont une racine qui s'allonge progressivement et lentement, atteignant 20 mm à l'âge de 140 jours, c'est-à-dire en deux mois ; les racines secondaires apparaissent vers 230 jours, tandis que la tige apparaît vers 130 jours et atteint une longueur de 10 à 15 mm trois mois après.

Si les graines sont transportées dans un milieu à température moyenne, après avoir subi la post-maturation, elles germent très rapidement, en quelques jours, et donnent naissance à une plante qui s'accroît régulièrement pendant des mois et ne présente pas de caractéristiques de nanisme. La post-maturation empêche donc

l'apparition de ces phénomènes : les entre-nœuds ont une longueur normale et la rosette de feuilles enroulées ne se forme pas. L'allongement hebdomadaire de la tige se maintient régulièrement supérieur à 35 mm (fig. 19). Les feuilles sont d'un vert plus clair que celles du même âge, formées dans les mêmes conditions de milieu par des plantes naines physiologiques. Ce sont de telles plantes qui ont un comportement normal et que nous prenons comme référence dans tous nos essais.

Enfin, si les graines, après avoir subi leur post-maturation, sont placées à température ordinaire dans un local sec, elles ne germent pas, dépérissent rapidement et deviennent incapables de germer par la suite, même après une nouvelle post-maturation, ainsi que l'a montré HAUT (40). La post-maturation des graines doit donc intervenir juste avant leur germination et aucun arrêt ne doit plus être provoqué dans leur activité. La dessication des graines amène leur mortalité, alors qu'une basse température voisine de 0° C ne fait que bloquer les phénomènes de germination ou les ralentir à l'extrême. Si on ne peut faire germer immédiatement des graines stratifiées, il faut donc les conserver à basse température et en milieu non desséchant. Elles germent peu à peu, mais très lentement, et restent utilisables par la suite, à condition de les manipuler avec précaution, car elles sont très sensibles aux variations du milieu.

Les travaux de DAVID et SECHET (26) sur abricotier conduisent à la même conclusion que le froid accélère considérablement la germination.

TUKEY et CARLSON (99) étudient de manière complète l'action de la post-maturation sur des graines de pêchers de différentes variétés. Le traitement est effectué soit sur des noyaux, soit sur des graines munies de leurs téguments à une température de 1 à 2° C (34 à 36°F) ; la germination a lieu à la température de 20° C (68° F) en serre dans de la terre, ou au laboratoire, soit sur papier filtre, soit sur milieu gélosé. Dix graines sont utilisées pour chacun des traitements. Après la germination, les plantes sont cultivées en serre pendant 6 à 8 mois et classées en deux catégories d'après leur comportement, plantes normales et plantes naines.

Les observations de ces deux auteurs conduisent à l'établissement d'un certain nombre de faits. La proportion de plantes naines varie beaucoup suivant les variétés qui ont fourni les graines. Il existe une relation positive entre l'absence de plantes naines et le faible besoin en froid hivernal de la variété mère ; c'est ainsi que la variété Salway qui convient aux régions à hivers doux produit des graines dont aucune ne donne de plantes naines, alors que Lovell, variété exigeante en froid, donne des plantes naines dans sa descendance, même après 11 semaines de stratification. Les variétés Belle et Champion ont un comportement intermédiaire ; leurs noyaux donnent un mélange de nains et de non-nains en deçà d'une stratification de 6 semaines et les nains n'apparaissent plus au-delà.

Toujours d'après ces auteurs, pour une variété donnée, la proportion de plantes naines diminue alors que la durée d'exposition au froid s'accroît. Le traitement par le froid donne les mêmes résultats, qu'il soit appliqué à des noyaux ou à des graines ; on ne constate pas d'augmentation de la vitesse de post-maturation en cassant le noyau pour mettre la graine à nu : le noyau n'est donc pas une gêne pour les phénomènes de post-maturation. Enfin, la proportion des graines qui ne germent pas est plus grande dans les lots peu stratifiés que dans les lots stratifiés (ici, les téguments jouent leur rôle mécanique inhibiteur de la germination) ; de plus, si on enlève les téguments de ces graines non germées et si on place les embryons sur milieu gélosé,

la germination de ceux-ci a lieu et la grande majorité des plantes ainsi obtenues est composée de plantes naines. On met donc en évidence une relation directe entre la durée d'exposition à une température de 2° C et la proportion de plantes normales ; plus la stratification est courte et plus les plantes naines sont nombreuses. Ce qui revient à dire que la post-maturation est progressive si l'on considère la proportion de plantes normales. Les résultats sont identiques pour les deux conditions d'essais suivantes : d'une part, mise en stratification simultanée de toutes les graines et mise en germination échelonnée toutes les semaines pendant 8 semaines ; d'autre part, mise en stratification échelonnée de façon à mettre en germination tous les lots de graines à la même date, la lumière ou la durée du jour pouvant intervenir. Le fait d'obtenir des résultats analogues avec les deux méthodes indique que la lumière n'a pas d'influence sur l'aspect nain des plantes, du moins dans les conditions de l'essai où la durée du jour variait entre les limites de 8 à 12 heures.

Les observations de TUKEY et CARLSON n'ont pas porté sur la croissance des plantes obtenues à partir de graines exposées plus ou moins longtemps à la température de 2° C ; ces auteurs ne tiennent compte que du port de la plante, normal ou nain, et on ne peut pas affirmer que la post-maturation s'effectue réellement progressivement. Il est alors nécessaire d'envisager des études plus précises.

Dans le même ordre d'idées, GILMORE (37) relate que la vigueur avec laquelle les plantules se développent pendant la première semaine après la germination semble proportionnelle à la durée de la post-maturation pour des graines de pêcher de la variété Lovell qui ont été soumises à une stratification de 80 à 150 jours. En outre, Miss FLEMION (35) indique que les basses températures ont une action cumulative, les graines partiellement stratifiées donnant naissance à des plantes demi-naines.

3. SUR EMBRYONS ISOLÉS PRÉLEVÉS A LEUR MATURITÉ

Les téguments des graines sont une gêne de la germination dans presque tous les essais ; ils sont à l'origine de l'hétérogénéité des observations et de nombreuses imprécisions. On est donc amené, pour effectuer des essais plus précis, à travailler avec des embryons mis à nu ; les téguments de la graine sont enlevés avant le traitement, l'embryon est déposé sur gélose stérilisée puis soumis directement à l'action des différents facteurs que l'on veut étudier. Les conditions d'humidité sont constantes pendant toute la durée des traitements, ce qui élimine une nouvelle cause d'hétérogénéité. En utilisant cette méthode de travail, TUKEY (98) a montré que le pouvoir de germination des embryons n'était pas modifié à la suite d'un traitement par le froid ; le pourcentage de germination d'embryons de pêcher sans téguments, mis sur gélose et exposés au froid, ne varie pas en fonction de la durée du traitement, ainsi qu'on peut le voir dans le tableau 9 extrait de ses travaux.

DAVIDSON (28) relate le premier les résultats satisfaisants obtenus à partir de la culture stérile d'embryons maintenus au laboratoire pendant 10 jours, puis placés pendant 6 semaines en chambre froide. A la suite de ce traitement, la germination est rapide et les anomalies disparaissent. Miss FLEMION (35) indique que les embryons excisés ont besoin d'une exposition plus courte à une température basse pour acquérir leur vigueur normale que s'ils sont encore pourvus de leurs téguments. Ces derniers gênent donc, par leur présence, le déroulement des phénomènes de post-maturation.

TABLEAU 9

Pourcentage de germination d'embryons de pêcher soumis à une température de 5°C pendant des durées variables d'après TUKEY *(98)*

Variétés	Nombre de jours d'exposition à 5°C				
	0 Témoin	24	60	98	127
Mélange	20	20	20	26	20
Mélange	0	0	0	0	0
Mélange	12	10	10	12	10
Mélange	58	55	50	50	55
Mao Tao	24	20	25	25	24
Mao Tao	78	75	75	75	75
Sauvages	84	84	80	80	80

Nos essais concernant la post-maturation n'ont pas toujours été très fructueux, car un certain nombre d'accidents se sont produits. Ces essais ont porté sur des embryons placés sur gélose, laissés pendant 2 à 10 jours au laboratoire, puis exposés à une température moyenne de 3° C (variant entre 1 et 4° C) pendant des durées variables. L'essai de l'hiver 1951-52 a été préparé pour que toutes les germinations aient lieu à la même date. Tous les embryons furent sortis de la chambre froide le 11 mars 1952. Les mises sur gélose avaient été effectuées aux dates suivantes

4 décembre 1951 suivie d'une exposition à 3° C pendant 95 jours ;
21 janvier 1952 suivie d'une exposition à 3° C pendant 45 jours ;
15 février 1952 suivie d'une exposition à 3° C pendant 21 jours ;
11 mars 1952 suivie d'une exposition à 3° C pendant 0 jour.

Huit embryons avaient été préparés pour chacun des traitements, mais à cause des moisissures, nous n'avons pu faire les observations que sur 4 ou 5 plantes. De plus, nous nous sommes trouvé en présence d'une hétérogénéité inhabituelle et la comparaison des traitements n'a pu être faite avec précision. L'essai complet fut préparé avec des lots commerciaux de noyaux d'amandier, d'abricotier, de pêcher et de prunier Saint Julien. Le taux élevé de moisissure que nous avons constaté est dû vraisemblablement à une conservation des noyaux dans de mauvaises conditions. Les pêchers ont tous moisi ; les abricotiers ont germé, mais les tiges ont bruni à leur extrémité sur la majorité des plants.

TABLEAU 10

Longueur moyenne en cm de la tige d'amandiers provenant d'embryons soumis à une température de 3°C pendant des durées variables

Nombre de jours après la sortie de la chambre froide (11 mars)	Nombre de jours d'exposition à 3°C			
	0	21	45	95
0	0	2,0	3,0	3,0
22	6	7,5	13,5	14,5
29	6	10	16	16
36	6	12	17	16

Voici cependant les constatations que nous avons pu faire :

La germination des embryons d'amandier s'effectue très rapidement, même en chambre froide et au bout de 10 jours, la racine atteint 50 mm et la tige 20 mm. Le traitement par le froid étant poursuivi, la croissance s'arrête et ne reprend que lorsque lembryon est soumis à des conditions favorables (tableau 10, figure 20).

On voit d'après ces nombres et l'examen des courbes de croissance que les amandes exposées pendant 21 jours à 3° C sont plus vigoureuses que les amandes non traitées, mais moins vigoureuses que celles qui ont été traitées pendant 45 ou 95 jours. Cette observation confirme le caractère progressif de la post-maturation. Mais, au-delà d'une certaine durée d'exposition au froid, qui est ici de 45 jours, il n'y a plus d'efficacité ni d'action cumulative des basses températures. Il existe donc une durée optimale de traitement, au-delà de laquelle plus rien ne se passe. Ces résultats sont intéressants en eux-mêmes, mais ils ont été obtenus avec une espèce qui présente des caractères de nanisme physiologique assez peu marqués et dont la post-maturation des embryons s'effectue rapidement.

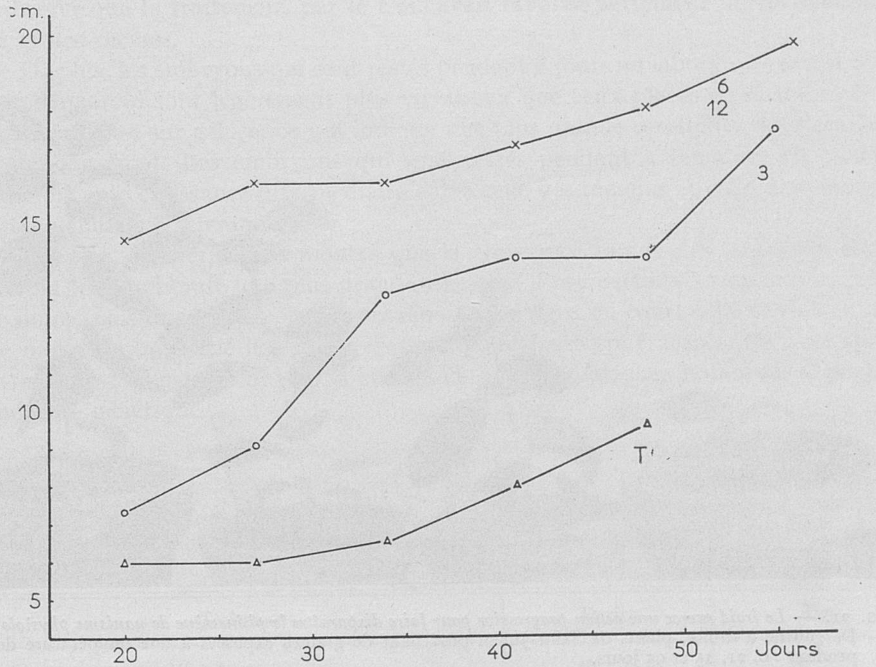


FIG. 20. — *Croissance de la tige d'amandiers provenant d'embryons soumis à une température de 3°C, pendant des durées variables de O (T), 3, 6 et 12 semaines.*

Si l'on considère maintenant les observations effectuées sur une espèce à caractères de nanisme marqués, on retrouve les mêmes faits, mais leur apparition est plus lente. Des embryons de prunier Saint-Julien, traités pendant 95 et 45 jours à 3° C, ont des cotylédons écartés à la sortie de la chambre froide et leur mise en végétation est beaucoup plus rapide que celle des embryons non exposés au froid.

Si le pourcentage de germination n'est pas affecté par la durée de l'exposition

au froid, la vitesse de germination est nettement plus grande pour des embryons ayant subi la post-maturation. De plus, la croissance est plus rapide et, au bout de 6 semaines, la longueur de la tige atteint respectivement 80 mm, 70 mm, 45 mm et 40 mm pour des embryons traités pendant 95, 45, 21 et 0 jours. C'est donc ici entre le 25ème et le 50ème jour que se situe le début de la post-maturation de l'embryon et le phénomène se poursuit encore longtemps car les embryons « 95 jours » ont un comportement beaucoup plus homogène que les embryons « 45 jours » (fig. 21).

Cet essai indique que la post-maturation s'effectue progressivement et que le comportement des plantes devient peu à peu normal en fonction de la durée de la stratification.



FIG. 21. — *Le froid exerce une action progressive pour faire disparaître le phénomène de nanisme physiologique.* De gauche à droite, plants de Saint-Julien provenant de graines exposées à une température de 2 °C pendant : 0, 21, 45 et 95 jours.

Un essai semblable, effectué pendant l'hiver 1952-53, n'a pas permis de tirer de conclusions valables, le pouvoir germinatif des embryons ayant été trop faible.

Les conséquences de la post-maturation sont donc les suivantes : la vitesse de la germination est plus grande ; la croissance de la tige, l'allongement de l'hypocotyle et la croissance des racines sont plus rapides ; il n'y a plus de formation de feuilles anormales ; les phénomènes de dormance prématurée n'apparaissent pas. On a noté également chez les embryons traités complètement par le froid une plus grande tendance au brunissement de la tige.

4. SUR EMBRYONS ISOLÉS PRÉLEVÉS AU COURS DE LEUR MATURATION

Les caractères de nanisme physiologique sont extrêmement marqués chez les plantes issues d'embryons prélevés au cours de leur maturation, à un âge de 120 ou

130 jours après la floraison. Dès l'été 1951, nous avons tenté de remédier à ce comportement particulier en exposant à une basse température l'embryon déposé sur gélose dès son prélèvement. C'est ainsi que des embryons de pêcher S. 491-1 furent prélevés le 16 août dans des fruits frais, mis sur gélose le lendemain, maintenus à la température ordinaire jusqu'au 25 août afin que le phénomène de germination débute, puis soumis à une température de 3° C pendant 3 et 6 semaines (10 embryons par traitement). Dix autres embryons furent prélevés le 29 août et mis en chambre froide immédiatement pour une durée de 6 semaines.

Les deux groupes d'embryons qui ont été traités pendant 6 semaines montraient à la sortie de la chambre froide des cotylédons étalés sur la gélose, ainsi qu'une tige courte, de 5 à 10 mm. Après une exposition de 10 jours à la température ordinaire, on observe que le traitement par le froid avait favorisé nettement la croissance de la tige et des racines.

De plus, les embryons qui sont restés pendant 8 jours au laboratoire avant d'être soumis au froid sont légèrement plus vigoureux que ceux placés en chambre froide après leur mise sur gélose, ce qui indique une plus grande sensibilité des premiers à l'action du froid. Les embryons qui sont restés pendant 3 semaines en chambre froide ont une croissance intermédiaire entre celle des témoins et celle des embryons traités pendant 6 semaines.

De plus, l'expérience a montré que la croissance rapide des embryons soumis au froid leur conférait une plus grande rusticité. Presque tous les embryons traités ont donné naissance à des plantes transportables dans un court délai et viables, alors que moins de la moitié des sujets témoins pouvaient être transplantés avec succès. Cette simple constatation est d'un grand intérêt pratique, notamment pour les études de génétique.

TABLEAU II

Longueurs en mm de la racine et de la tige de pêchers S. 491-1, 10 jours après la sortie de la chambre froide

Traitements	Racine	Tige
Témoin non exposé au froid	10	10
3 semaines à 3 °C après 8 jours à température ordinaire	20 à 50	30
6 semaines à 3 °C après 8 jours à température ordinaire	40 à 60	50 à 60
6 semaines à 3 °C	30 à 50	30 à 50

Un essai analogue a été repris en 1952 dans les mêmes conditions, mais avec un matériel végétal plus varié, afin de mettre en évidence la généralité du phénomène. Avec 5 embryons par traitement, nous avons travaillé avec le pêcher S. 278-1, l'hybride amandier x pêcher S. 626 et le prunier Reine Claude de Bavay P. 148. Prélevés le 30 juillet (120 à 130 jours depuis la floraison), les embryons furent placés sur gélose et soumis à une basse température du 30 juillet au 7 septembre, soit pendant 38 jours. A cette date, les cotylédons étaient étalés et l'hypocotyle s'était allongé de 5 mm. Les observations furent effectuées 12 jours après la sortie de la chambre froide. Elles sont rapportées dans le tableau 12.

TABLEAU 12

Longueurs en mm de la tige et de la racine de diverses espèces

Espèces	Non exposé au froid		Exposé pendant 38 jours	
	Racine	Tige	Racine	Tige
Pêcher S. 278-1	5	10	70	65
Hybride S. 626	40	45	85	85
R.C. Bavay P. 148	1 seul germé sur 5		60	30
R.C. Bavay (27 jours après la sortie de la chambre froide)	40	25	80	70

On voit à nouveau l'effet bénéfique du froid sur la croissance dès la germination, aussi bien pour la racine que pour la tige. Comme en 1951, la totalité des plants traités fut transplantée avec succès, alors que la moitié seulement des plants non traités se montraient viables. Les plants traités de l'hybride S. 626 n'ont pratiquement pas formé de feuilles anormales, alors que des embryons soumis au froid à l'intérieur du fruit pendant 6 semaines se sont comportés comme s'ils n'avaient pas été traités ; leur vitalité est légèrement accrue mais les caractères nains se sont manifestés. Ceci revient à dire que le froid seul n'est pas efficace ; il doit y avoir entre le milieu extérieur et l'embryon des échanges qui exigent l'absence de la pulpe du fruit.

L'ensemble de ces résultats met en évidence l'action favorable d'une basse température sur l'embryon frais placé sur gélose. Cette action se traduit par une augmentation de la vitesse de croissance de la racine et de la tige dès la germination (phénomène de post-maturation), elle empêche l'apparition de la plupart des anomalies foliaires et augmente la proportion de plantes viables et transportables. Par la suite, on constate cependant que l'élongation de la tige se ralentit et qu'une dormance s'établit peu à peu. La post-maturation physiologique n'est donc pas achevée par ce traitement des embryons frais par le froid pendant 6 semaines ; il reste encore des traces de nanisme et, en particulier, une tendance marquée à la dormance de la tige.

C'est à une conclusion voisine de celle-ci que parviennent deux auteurs américains de l'université de Californie, Lesley et Bonner (52). Le but de leurs travaux est la recherche de nouvelles variétés de pêcher, de maturité précoce. Ils utilisent comme variété maternelle une variété précoce, ayant une phase floraison-maturité de 90 à 110 jours. A la suite d'essais systématiques avec exposition au froid et culture d'embryons, leurs observations les amènent à recommander la technique suivante : prélèvement du fruit juste avant sa maturité et conservation du fruit entier en chambre froide pendant 45 jours à 2° C. Ce traitement évite la déliquescence de l'embryon qui ne manque pas de se produire dans les conditions normales avec les variétés précoces et qu'il faut à tout prix éviter. Aucune évolution morphologique ne se produit pendant ce traitement. L'embryon est placé ensuite sur un milieu nutritif stérile contenant 1 mg par litre d'acide para-amino-benzoïque et 1 mg par litre de chlorhydrate de pyridoxyne (vitamine B6).

Dans ces conditions, la germination est bonne, la croissance de la racine et de la tige est suffisante pour permettre la transplantation de la majorité des jeunes plantes, mais tous les caractères de nanisme physiologique se manifestent, y compris les anomalies foliaires, et la rosette s'établit. Le traitement des fruits par le froid

permet ici à l'embryon de poursuivre son évolution vers la maturité, comme sur des variétés plus tardives, mais ne provoque pas leur post-maturation.

HESSE et KESTER (42, 46) appliquent cette technique avec succès à plusieurs espèces, en vue d'obtenir la germination et la croissance d'embryons de variétés précoces de cerisier, de pêcher, d'amandier, de prunier européen et de prunier japonais. Ils préconisent des expositions au froid pendant 2 à 3 mois.

BRAAK (11) confirme que l'exposition au froid pendant 6 semaines d'embryons de cerisier, placés sur gélose, a pour conséquence de doubler le taux de germination et BROOKS (16, 17) parvient à une conclusion analogue avec des embryons de pêcher. C'est même pour lui le seul moyen d'obtenir des plantes vivantes à partir d'embryons prélevés à l'âge de 75 jours.

5. SUR JEUNES PLANTES

Depuis une vingtaine d'années, on sait que les plants d'arbres fruitiers nains physiologiques, obtenus à partir d'embryons non stratifiés, deviennent normaux dans leur comportement ultérieur si on les expose pendant 5 à 8 semaines à une température inférieure à 10° C. Pendant ce traitement, les feuilles restent attachées à la plante naine pendant quelques semaines, puis s'en détachent. Lorsque le jeune plant est replacé en serre chaude après ce traitement par le froid, on constate une levée rapide de la dormance de la tige ; le bourgeon terminal ou un bourgeon axillaire se développe et forme une tige dont le comportement est normal, semblable à celui d'une plante issue d'un embryon stratifié (fig. 22 à 24). En particulier, on n'observe plus de formation de rosette de feuilles.

On déduit de ces observations que la post-maturation intervient également ici, mais à l'extrémité de la tige et non plus dans l'embryon. Il apparaît qu'elle est acquise plus rapidement dans ce cas, puisque 6 semaines suffisent généralement pour obtenir une croissance normale des plants, alors que pour des embryons à l'intérieur des noyaux 10 à 15 semaines de stratification sont nécessaires.

Les basses températures assurent donc la post-maturation de l'épicotyle, que celui-ci soit au repos dans le noyau ou en activité pendant la germination de l'embryon ou encore après qu'il ait donné une tige naine.

II. — Action simultanée du froid et de la lumière : comparaison avec l'action du froid seul.

La post-maturation de l'épicotyle peut s'effectuer lorsque celui-ci est en état de vie relativement active au cours de la germination d'un embryon sans téguments ou lorsqu'il a donné naissance à une plante naine. Dans ces deux cas, où l'on peut considérer que l'épicotyle est soumis directement à l'action du froid, sa post-maturation est plus rapide que celle d'un embryon traité à l'intérieur d'une graine. Ce fait conduit à penser à une efficacité plus grande des basses températures lorsque l'épicotyle est traité directement, et nous a amené à envisager l'action combinée du froid et de la lumière, celle-ci forçant en quelque sorte l'épicotyle à entretenir un certain métabolisme.

C'est ainsi que nous avons réalisé l'essai suivant en 1953-54 avec des embryons de pêcher S. 305-1, de *Prunus Davidiana* S. 1490 et d'abricotier de la variété Caninos

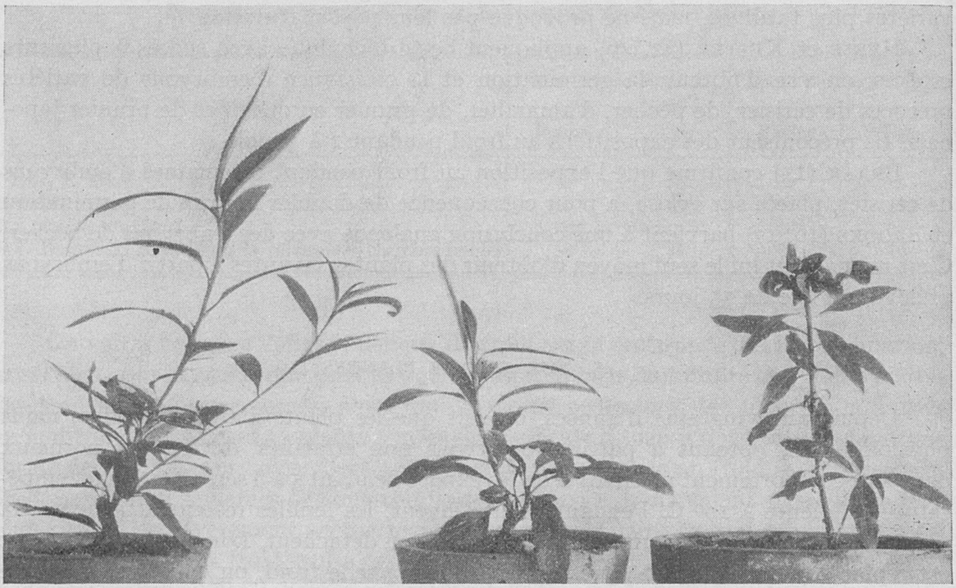


FIG. 22. — *Plants d'hybride amandier × pêcher S. 626 obtenus par germination d'embryons non stratifiés.* A droite, sans aucun traitement, un plant témoin. Au milieu, un plant dont la tige principale a été rabattue et qui a formé un rameau axillaire dont les feuilles sont normales. A gauche, un plant exposé pendant quatre semaines à une température de 4 °C, puis replacé en serre.

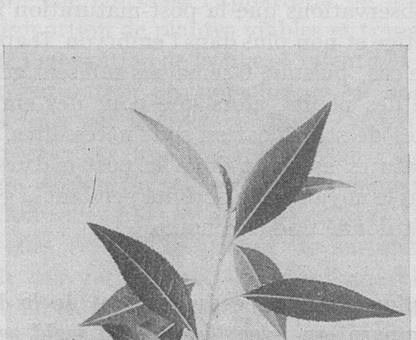


FIG. 23. — *Comportement au printemps d'un plant physiologiquement nain ; on aperçoit au premier plan des feuilles normales sur un rameau provenant d'un bourgeon axillaire et en pleine croissance. Les feuilles anormales sont formées uniquement par la tige principale.*

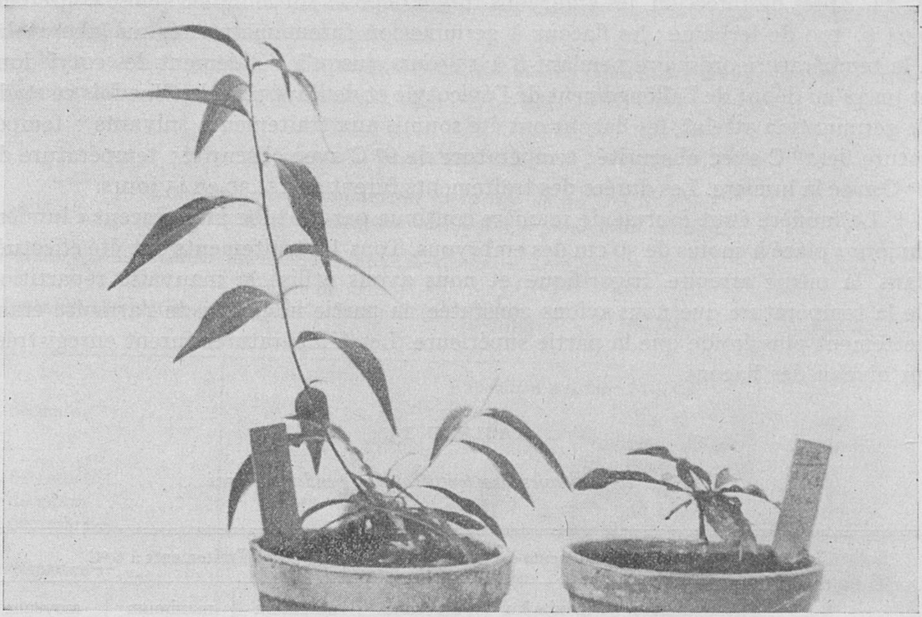


FIG. 24 a. — *Action d'un traitement à basse température sur un plant de pêcher ayant le port en rosette. A gauche, après six semaines de froid, la dormance est levée rapidement dès que le plant est remis à la serre et il se forme une ou plusieurs pousses normales qui s'allongent pendant des mois. A droite, sans traitement par le froid, la dormance se maintient ; il arrive qu'un rameau entre en végétation, mais celle-ci est de courte durée.*



FIG. 24 b. — *Action d'un traitement à basse température sur un plant de prunier européen ayant le port en rosette.*

A. 73. Après désinfection, les embryons furent déposés sur le milieu gélosé contenant 0,04 p. 100 de ferbame ; les flacons à germination furent maintenus au laboratoire à la température ordinaire pendant 8 à 15 jours, jusqu'à l'étalement des cotylédons et jusqu'au début de l'allongement de l'épicotyle et de l'hypocotyle. Une fois ce stade de germination atteint, les flacons ont été soumis aux traitements suivants : température de 1° C avec obscurité ; température de 6° C avec obscurité ; température de 6° C avec la lumière. Les durées des traitements furent de 15, 30 et 45 jours.

La lumière était fournie de manière continue par un tube luminescent « lumière du jour » placé à moins de 30 cm des embryons. Tous les traitements ont été effectués dans la même armoire frigorifique et nous avons utilisé la mauvaise répartition de la température que nous avions constatée, la partie inférieure de l'armoire étant nettement plus froide que la partie supérieure. Les températures furent enregistrées au niveau des flacons.

TABLEAU 13

Extrêmes et moyennes des températures pendant l'essai

Durée du traitement	Traitements à 1 °C			Traitements à 6 °C		
	minimum	maximum	moyenne	minimum	maximum	moyenne
15 jours	— 1	+ 2	+ 1	+ 4	+ 8	+ 6
30 jours	— 1	+ 2	+ 1	+ 4	+ 9	+ 6
45 jours	— 3	+ 2	+ 1	0	+ 9	+ 6

Les flacons traités pendant 45 jours ont été soumis pendant 4 jours à la température minimale constatée à la suite du mauvais fonctionnement du thermostat. Cependant la moyenne des températures pendant ce traitement n'a pas été modifiée par cet accident et aucun dégat n'a été constaté sur les embryons. Dès la fin du traitement par le froid, les flacons contenant les embryons furent maintenus au laboratoire à une température moyenne de 15° C. Les observations ont été effectuées pendant les 3 semaines qui ont suivi la fin du traitement et interprétées par rapport au comportement d'embryons témoins, non soumis à une basse température et maintenus au laboratoire.

Nous avons obtenu les résultats suivants :

1. Pêcher S. 305-1.

Nous avons utilisé 8 embryons par traitement élémentaire. La mise sur gélose a eu lieu le 3 novembre 1953 ; les embryons furent laissés au laboratoire jusqu'au 16 novembre. Ils présentaient à cette date des cotylédons étalés, un hypocotyle et un épicotyle de 5 mm et un début de formation de chlorophylle.

Pour les embryons témoins, maintenus au laboratoire après le 16 novembre, la croissance se poursuit lentement. La tige atteint une hauteur de 30 mm après 30 jours, présentant les symptômes de la rosette et des feuilles étroites. Vers le 40eme jour, alors que la tige atteint 35 mm, un brunissement apparaît sur une partie des plants

à proximité de l'extrémité de la tige. Les observations ne sont plus possibles après cette date. Les racines sont abondantes.

Pour les embryons traités, nous avons fait sur la croissance de la tige les constatations rassemblées dans le tableau 14.

TABLEAU 14

Longueur en millimètres de la tige de pêchers S. 305-1 après divers traitements combinant le froid et la lumière.

Dates des observations	Nombre de jours depuis la fin du traitement	1^{o} C (obscurité)	6^{o} C (lumière)	6^{o} C (obscurité)
		Exposition pendant 15 jours		
2 décembre	0	5	5 à 10 embryon chlorophyllien	15 étiolement
9 décembre	7	20	25	30
14 décembre	12	30	40 à 50	50
21 décembre	19	40	la tige brunit	la tige brunit rapidement
28 décembre	26	Brunissement	Brunissement	Brunissement
		Racines de 2 à 3 cm après le 14 décembre		
		Exposition pendant 30 jours		
17 décembre	0	5	10 à 15 embryon très chlorophyllien	15 à 20
21 décembre	4	10	15 à 20	30 à 40 peu chlorophyllien
28 décembre	11	30	30 à 45	50 à 60 étiolement
6 janvier	20	40 à 50	50 à 65 pas de feuilles rudimentaires	60 à 70
		Pas de brunissement de tige dans aucun de ces traitements		
		Exposition pendant 45 jours		
4 janvier	0	5 non chlorophyllien	10 à 15 très chlorophyllien	30 non chlorophyllien; étiolé
13 janvier	9	10	15 à 20	45 à 50
22 janvier	18	50	30 à 45	60 à 70
		Pas de brunissement de tige dans aucun de ces traitements. Racines abondantes		

On constate dans cet essai que l'allongement de la tige des plants traités par le froid est plus rapide que chez les plants témoins ; après 20 jours de croissance, la tige des plants traités atteint 40 à 50 mm, celle des témoins 30 mm seulement. La progression de la post-maturation n'est pas mise en évidence ici, les plants traités pendant 15, 30 ou 45 jours ayant la même vitesse de croissance.

Si l'on note le comportement général du lot et son aspect, on conclut que le traitement à 1^{o} C est le plus satisfaisant, que le traitement à 6^{o} C à la lumière est satisfaisant, les plantes étant très chlorophylliennes, alors qu'à 6^{o} C à l'obscurité,

les tiges sont très étiolées et fragiles. Quant au brunissement de la tige, on le constate sur des plantes non ou peu traitées par le froid ; il se manifeste plus rapidement sur les jeunes plants provenant d'embryons traités à 6° C que sur celles qui ont été traitées à 1° C. Parmi les plantes traitées à 6° C, le brunissement est plus rapide sur celles qui sont traitées à l'obscurité.

2. Prunus davidiana S. 1490

Nous avons effectué l'essai avec 10 embryons par traitement élémentaire. La mise sur gélose eut lieu le 2 novembre 1953 et les embryons furent placés au laboratoire jusqu'au 21 novembre, date à laquelle l'embryon s'était transformé en un jeune plant chlorophyllien ayant une tige et une racine de 5 mm.

Les embryons témoins, maintenus au laboratoire au-delà du 21 novembre, montrent une croissance lente ; la rosette foliaire est nette vers le 40ème jour, la tige ayant une longueur de 35 à 45 mm. On observe plus tard quelques brunissements de la tige. Le système radiculaire a une croissance très lente ; il est relativement peu important.

Les observations effectuées sur les embryons traités par le froid et la lumière à partir du 21 novembre sont rassemblées dans le tableau 15.

TABLEAU 15

Longueur en millimètres de la tige de Prunus Davidiana *S. 1490 après divers traitements combinant le froid et la lumière.*

Date des observations	Nb de jours depuis la fin du traitement	1° C (obscurité)	6° C (lumière)	6° C (obscurité)
		Exposition pendant 15 jours		
5 décembre.....	0	10	10 à 15	15 à 30
9 décembre.....	4	25 à 40	35 à 45	40 à 50 étiolé
14 décembre.....	9	55	50 à 60	50 à 70
21 décembre.....	16	65 Brunissement gêné	60 Brunissement retardé	70 Brunissement général
		Exposition pendant 30 jours		
21 décembre.....	0	10	30 chlorophyllien	40 à 45 très étiolé, feuilles jaunes
28 décembre.....	7	30	40 à 50	50 à 65
		Exposition pendant 45 jours		
7 janvier.......	0	5	15 à 25	50 à 65 très étiolé
13 janvier.......	6	5 à 10	30 à 50	70
22 janvier.......	15	50 à 60	45 à 70 non étiolé	

On voit dans ce tableau que le traitement à 6° C est insuffisant et n'est pas satisfaisant s'il est effectué à l'obscurité ; les tiges s'allongent démesurément, sont étiolées, non chlorophylliennes et sujettes au brunissement. Par contre, il donne des

résultats satisfaisants s'il est effectué en présence de la lumière ; la chlorophylle se développe et l'étiolement de la tige n'apparaît pas plus tard.

Le traitement à 1° C se montre également favorable par la suite, la croissance est bonne, avec peu d'étiolement de la tige.

Le meilleur traitement est ici obtenu par l'exposition à 6° C en présence de lumière pendant 30 à 45 jours.

3. Abricotier Caninos A. 73.

Nous avons effectué l'essai avec 8 embryons par traitement élémentaire. La mise sur gélose eut lieu le 2 novembre 1953 et les embryons furent placés au laboratoire jusqu'au 13 novembre. La germination est rapide et, à cette date, le jeune abricotier a déjà une tige et une racine de 10 mm tandis que la chlorophylle commence à se former. C'est à ce moment que le traitement par le froid et la lumière est appliqué.

Les observations sont rassemblées dans le tableau 16.

TABLEAU 16

Longueur en millimètres de la tige d'abricotier Caninos A. 73 après divers traitements combinant le froid et la lumière

Date des observations	Nb de jours depuis la fin du traitement	1° C (obscurité)	6° C (lumière)	6° C (obscurité)
		Exposition pendant 15 jours		
28 novembre.....	0	Pas d'évolution 10 mm	 15 à 20	20 mm non chlorophyliennes
9 décembre.....	11	40 à 50	35	50 mm Brunissement de la tige
21 décembre.....	23	Brunissement Racines secondaires abondantes	Brunissement	
		Exposition pendant 30 jours		
14 décembre.....	0	15 à 25	25 à 30 Feuilles vertes	45 Tige étiolée avec feuilles jaunes
17 décembre.....	3	25 à 40	40 à 50	60 Brunissement
22 décembre.....	8	Pas de brunissement de tige Racines importantes 40 à 50	Quelques brunissements de tige. Racines moyennes 50 à 60	Tige plus épaisse que le lot lumière Racines moyennes
		Exposition pendant 45 jours		
29 décembre.....	0	15 à 25	35 à 45	40 à 55 Brunissement de la tige

On constate que le traitement à 6° C à l'obscurité est très préjudiciable. Il y a pendant le traitement un allongement de la tige avec étiolement et sans formation de chlorophylle. Dès la sortie de la chambre froide, la tige brunit et dépérit.

En présence de lumière, le traitement à 6° C ne se révèle pas préjudiciable. Les plants sont chlorophylliens, et l'on ne constate ni étiolement ni brunissement de la tige. L'ensemble est très satisfaisant.

Enfin, le traitement à 1° C à l'obscurité a les conséquences les plus heureuses et apparaît ici comme le plus intéressant. La durée optimale du traitement par le froid est de 30 jours.

4. Conclusion générale de l'essai

En aucun cas nous n'avons pu mettre en évidence une progression dans l'acquisition de la post-maturation, alors que ce phénomène est signalé par plusieurs auteurs et que nous l'avons nous-même observé avec des graines d'amandier et de prunier Saint-Julien. On peut incriminer la durée trop courte du traitement par le froid, limité à 45 jours dans notre essai, alors que la post-maturation n'est achevée qu'entre 80 et 100 jours. En utilisant des graines de pêcher de la variété Lovell, Gilmore (37) ne constate de progressivité dans la post-maturation des embryons que si le traitement dure plus de 80 jours. Il n'y a donc pas de contradiction entre les résultats de notre essai et ceux de Gilmore.

En ce qui concerne l'avantage ou l'intérêt des traitements, on peut dire que la température de 1° C se montre la plus favorable à la conservation des embryons, à la vigueur des racines, à l'absence des caractères liés au nanisme et à celle du brunissement de la tige.

Le traitement à 6° C à la lumière est intéressant, car il permet les mêmes améliorations que le traitement à 1° C, mais avec une intensité légèrement moindre. Les jeunes plantes deviennent très chlorophylliennes, un allongement de la tige se produit, aucun étiolement n'apparaît et les feuilles sont normales. Les brunissements sont moins nombreux et se manifestent plus tardivement après la sortie de la chambre froide que sur les plantes traitées à la même température mais à l'obscurité.

On peut déduire de l'ensemble de ces observations que la post-maturation de l'épicotyle est plus marquée à 1° C qu'à 6° C et que la lumière la favorise à la température de 6° C, rendant la plante plus réceptive à l'action du froid.

Nous n'avons pas fait d'étude systématique sur l'action du froid en présence de lumière sur des plantes naines au repos. Cependant, nous avons constaté un meilleur état général de ces plantes en les exposant au froid et à la lumière ; les feuilles restent attachées plus longtemps, ce qui traduit le maintien de l'activité foliaire ; la mise en végétation après la sortie de la chambre froide se fait plus rapidement. Tout ceci indique une action de la lumière bénéfique pour des plantes soumises à une basse température, la lumière agissant directement ou indirectement sur la sensibilité de la plante au froid.

Certains phénomènes intervenant dans la post-maturation seraient alors sensibles à la fois à la basse température et à la lumière, ou bien, en maintenant l'épicotyle ou la tige en activité, la lumière permettrait au froid d'agir mieux.

III. — Action de la lumière.

On a essayé d'établir une relation entre le comportement nain physiologique d'un plant d'arbre fruitier et la lumière à laquelle il s'est trouvé soumis ; en particulier, de nombreux auteurs ont cherché à supprimer ou à atténuer les caractères de nanisme en soumettant les jeunes plants à divers éclairements. Aucun essai ne semble

avoir été conduit systématiquement et les constatations que l'on peut en tirer ne permettent pas une conclusion générale.

Nous avons déjà vu que TUKEY et CARLSON (99) constataient que la lumière du jour n'avait pas d'influence sur le comportement nain ou normal des plants provenant de graines de pêchers plus ou moins stratifiées. Le même essai effectué à deux époques différentes de l'année leur a donné les mêmes résultats.

GILMORE (37), KESTER (45) puis BRAAK (11) signalent l'action favorable d'un éclairement additionnel sur la germination des embryons et sur les premières phases de leur croissance, mais ils n'indiquent pas le comportement ultérieur des plantes ainsi traitées.

LAMMERTS (49) est le seul qui ait étudié avec précision, quoique incomplètement, cette question. Il cherche à supprimer les effets du nanisme sur de jeunes pêchers nains en combinant l'éclairement et la température de la serre où ils sont cultivés. Les pêchers, qu'il traite au moment de la levée de dormance de printemps, sont des semis de la variété Muir qui a d'importantes exigences en froid hivernal pour se mettre en végétation.

Les pêchers témoins sont laissés en serre à la lumière du jour (8 à 12 heures) et à une température variant depuis 10° C certaines nuits jusqu'à 25° C certains jours. Dans ces conditions, la hauteur de leur tige ne dépasse pas 75 mm et la dormance se rétablit au bout de 14 jours. Par contre, les pêchers qui sont soumis à une lumière continue (lumière du jour, complétée par un éclairement additionnel nocturne à l'aide de lampes à incandescence ou à fluorescence) et à une température maintenue supérieure à 21° C la nuit ont une croissance rapide, qui se maintient pendant 230 jours avant qu'une dormance ne s'établisse et qui donne finalement une tige de 750 mm sans qu'apparaisse une nouvelle rosette. Les pêchers qui sont soumis à 8 heures de jour et à une température constamment supérieure à 20° C atteignent 250 mm de haut et entrent en dormance tardivement (90 à 230 jours suivant la température du jour).

La hauteur des tiges de pêchers nains physiologiques est donc proportionnelle à la durée de l'éclairement, mais dans la mesure où la température est maintenue jour et nuit au-dessus de 20° C. Si les températures nocturnes s'abaissent à 10° C, la photopériode est sans action.

Miss FLEMION (35) constate qu'en appliquant un éclairage continu sur des pêchers nains physiologiques, une levée de dormance se manifeste effectivement mais ce sont des bourgeons latéraux qui entrent en végétation, et non le bourgeon terminal dont la dormance est renforcée. Des symptômes de nanisme se manifestent encore par la suite.

TAYLOR (86), avec une lumière continue et une température supérieure à 15,5° C, obtient la germination et la croissance rapide de jeunes pêchers, issus d'embryons non stratifiés et prélevés à la maturité du fruit. Les phénomènes de nanisme sont peu marqués.

Nous avons suivi nous-même la croissance de plants de pêchers non stratifiés de la variété S. 305-1 cultivés en serre pendant la période de mai à septembre. Les pêchers soumis à l'éclairement complet du jour (photopériode supérieure à 12 heures, en moyenne de 14 heures, avec une intensité lumineuse forte), furent pris comme témoins. D'autres furent soumis à la lumière du jour limitée à une durée de 5 heures (le matin de 7 à 12 heures). Les traitements ont été appliqués dès la mise de l'embryon

sur gélose, début mai. Les jeunes pêchers se sont trouvés dans des conditions de température favorables à la croissance (15 à 25° C).

Les pêchers « jour court » recevant 5 heures d'éclairement ont commencé à se différencier des pêchers témoins au bout de trois semaines seulement, en présentant une croissance faible et des feuilles jaune vert. Plus tard, après 4 semaines de végétation, une rosette de feuilles s'est établie sur une tige extrêmement courte (30 mm), alors que la rosette des témoins s'établissait sur une tige de 90 mm. Par contre, les plants témoins entrent en dormance totale pendant 4 à 5 semaines tandis que les plants « jour court » continuent à former des feuilles. Le 9 juillet, soit 9 semaines après le début de l'essai, on a dénombré 11 feuilles sur les plants témoins et 15 feuilles sur les plants « jour court » ; ceux-ci ont cependant des feuilles d'un vert beaucoup plus clair que celles des témoins. Après une transplantation dans des pots plus grands, effectuée au début de juillet, une nouvelle poussée de végétation s'est produite, beaucoup plus marquée sur les plants témoins, et elle s'est poursuivie pendant plusieurs semaines (tableau 17, figures 25 et 26).

TABLEAU 17

Croissance de la tige de pêchers S. 305-1 non stratifiés soumis à diverses photopériodes.

Date	Longueur en mm		Allongement hebdomadaire	
	témoin 4 plants	« jour court » 5 plants	témoin	« jour court »
9 juin	65	28		
17 juin	92	28	25	0
7 juillet	95	30	0	0
15 juillet	95	30	0	0
21 juillet	96	32	1	2
28 juillet	142	51	46	19
11 août	321	160	90	54
18 août	396	187	75	27
25 août	434	205	38	18
1 septembre	452	239	18	34
8 septembre	459	252	7	13
15 septembre	465	317	6	65
22 septembre	469	366	4	49
28 septembre	474	380	5	14

Il ressort de cet essai que le traitement « jour court » empêche ou ralentit nettement l'allongement de la tige et favorise par là l'aspect de rosette (fig. 27). Fin août, la longueur moyenne des entrenœuds, sur les rameaux formés en août, était de 24, 8mm pour les témoins, 16,0 pour les pêchers « jour court ».

Cet essai montre également que le traitement doit être appliqué pendant une période de plusieurs semaines pour permettre une réaction visible des plantes. Lalatta (47), travaillant avec des pêchers stratifiés, en soumet quelques-uns à une photopériode de 6 heures pendant 10 jours dès la germination. Il n'observe aucune différence dans le comportement des plants traités par rapport à celui des témoins soumis à la photopériode normale du printemps. On peut supposer que l'absence de résultats significatifs est expliquée par une durée trop courte du traitement.

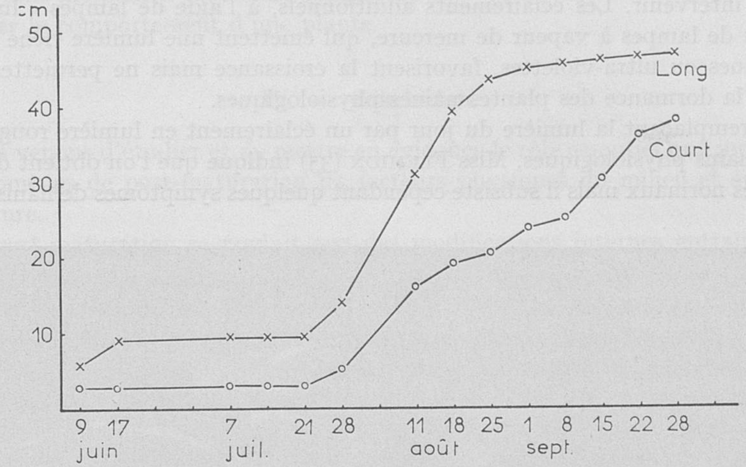


FIG. 25. — *Croissance de la tige de pêchers S. 305-1 non stratifiés soumis à des photopériodes de 5 heures (Court) et de 14 heures (Long) de mai à septembre.*

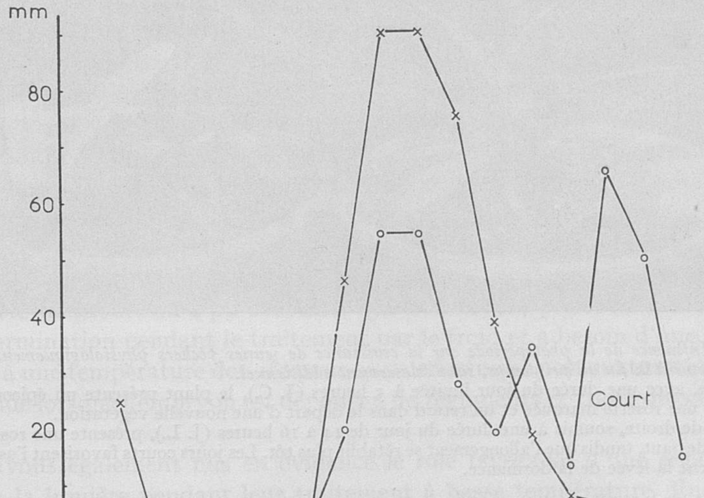


FIG. 26. — *Allongement hebdomadaire de la tige de pêchers S. 305-1 non stratifiés, soumis à des photopériodes de 5 heures (Court) et de 14 heures (Long) de mai à septembre*

Non seulement la durée quotidienne de l'éclairement mais la qualité de la lumière peuvent intervenir. Les éclairements additionnels, à l'aide de lampes « lumière du jour » ou de lampes à vapeur de mercure, qui émettent une lumière riche en radiations bleues ou ultra-violettes, favorisent la croissance mais ne permettent pas la levée de la dormance des plantes naines physiologiques.

En remplaçant la lumière du jour par un éclairement en lumière rouge sur des pêchers nains physiologiques, Miss FLEMION (35) indique que l'on obtient des plants à peu près normaux mais il subsiste cependant quelques symptômes de nanisme.



FIG. 27. — *Influence de la photopériode sur la croissance de jeunes pêchers physiologiquement nains, l'essai étant effectué à la fin du printemps, sans éclairement additionnel.*
A gauche, avec une durée du jour limitée à 5 heures (J. C.), le plant présente un épicotyle très court (30 mm), une rosette marquée et un retard dans le départ d'une nouvelle végétation.
Le plant de droite, soumis à une durée du jour de 14 à 16 heures (J. L.), présente une rosette de feuilles à 90 mm de haut, tandis que l'allongement se rétablit plus tôt. Les jours courts favorisent l'aspect en rosette et retardent la levée de la dormance.

La lumière apparaît donc comme capable de déterminer le rythme de croissance de plants nains physiologiques ; ceux-ci ont une tige qui s'allonge plus ou moins en fonction de la durée de la photopériode. Par contre, la mise en dormance et la levée de dormance semblent autant déterminées par l'influence de la lumière que par celle de la température, en particulier la basse température nocturne qui est peu favorable au maintien de l'activité. Des températures moyennes élevées prolongent la durée de la végétation. Tout se passe comme si certains phénomènes, comme la croissance, dépendaient plus de la lumière que de la température, alors que d'autres, comme la durée de végétation ou encore la dormance, dépendaient plus de la tempé-

rature que de la lumière. Ceci rend complexe l'étude du nanisme physiologique puisqu'à tout moment il faut tenir compte de la température et de la lumière pour interpréter le comportement d'une plante.

IV. — Conclusion.

Nous venons d'étudier et de mettre en évidence le rôle essentiel que jouent dans les phénomènes de post-maturation les facteurs physiques du milieu et surtout la température.

La post-maturation se traduit par des modifications internes entraînant une augmentation de la vigueur telle que la germination de la graine devient possible à une température de 0° C malgré la présence des téguments, que la croissance est rapide et que les phénomènes de dormance sont rares.

La post-maturation affecte surtout l'épicotyle et les organes qui en proviennent.

La post-maturation de l'épicotyle s'effectue à des températures basses, comprises généralement entre 0 et 10° C. Elle est progressive et tout se passe comme si l'augmentation de la vigueur était proportionnelle à la durée de l'exposition au froid, jusqu'à une certaine limite au-delà de laquelle la prolongation du traitement est inefficace. Cette durée limite dépend de la température de post-maturation, ce qui permet de mettre en évidence une température optimale, celle pour laquelle la post-maturation s'effectue dans le temps le plus court. La durée limite dépend également des espèces et des variétés qui ont fourni les graines, et on peut établir une relation directe entre le temps que demande la post-maturation d'une graine et le besoin de froid hivernal de la plante qui a produit cette graine, c'est-à-dire le nombre d'heures d'exposition à une température inférieure à 7° C nécessaire pour avoir au printemps une mise en végétation normale.

La méthode de culture d'embryons permet d'étudier avec plus de précision l'action des facteurs du milieu ; elle permet également de traiter à volonté la graine et l'embryon avant, pendant ou après la germination (c'est-à-dire à des stades différents du développement) ; enfin, le contrôle des variations d'humidité, de température et de lumière est beaucoup plus efficace.

Par cette méthode, on a pu constater que l'embryon, prélevé à maturité, commence sa germination pendant le traitement par le froid et a besoin d'une exposition plus courte à une température donnée pour que s'effectue sa post-maturation ; celle-ci est plus rapide lorsque l'embryon est dépourvu de téguments et traité directement par le froid.

Nous avons également mis en évidence le rôle favorable d'une exposition des embryons à la lumière pendant leur traitement à basse température. En stimulant le métabolisme de l'embryon, qui devient chlorophyllien malgré la basse température, la lumière accélère les transformations physiologiques et, en particulier, la post-maturation.

L'embryon prélevé jeune dans le fruit, à partir de 75 à 80 jours pour le pêcher, d'après Brooks (16), est déjà sensible à l'action des températures comprises entre 0 et 10° C. Dans ces conditions, il continue son évolution et devient capable de germer et de donner naissance à une plante viable mais possédant les caractères des plantes physiologiquement naines. L'exposition au froid n'a donc pas déterminé ici la post-maturation du jeune embryon ; elle l'a seulement empêché de devenir déliquescent,

permettant ainsi son évolution normale vers le stade de maturité caractérisé par l'aptitude à donner naissance à une plante viable.

Il est intéressant de noter que cette maturité physiologique, qui s'acquiert naturellement dans le fruit sur l'arbre, peut être obtenue en chambre froide. Tant que l'embryon n'a pas atteint cette maturité, la post-maturation ne peut s'effectuer.

Pour des embryons prélevés à un âge intermédiaire (110 à 130 jours), l'exposition au froid se traduit, nous l'avons montré, par un pouvoir de germination accru et par une vigueur plus importante. Une certaine post-maturation intervient alors dans ces conditions.

Un phénomène analogue se produit si on traite des fruits entiers par le froid. L'évolution de l'embryon vers la maturité se poursuit, mais aucune post-maturation ne peut être mise en évidence

Grâce à ces observations, on dispose maintenant d'une méthode d'obtention de plantes viables à partir d'embryons de variétés précoces qui dépérissent naturellement par déliquescence.

La post-maturation de l'épicotyle par une basse température peut s'effectuer rapidement, bien après la germination de l'embryon, lorsque la plante est naine. Mais des transformations analogues se produisent si la plante naine est soumise à des températures supérieures à 20° C, même la nuit, alliées à une longue photopériode. Dans ces conditions, la croissance des plantes se prolonge pendant plusieurs mois, ainsi que l'a observé LAMMERTS (49).

Si la photopériode courte favorise le raccourcissement des entrenœuds, le port en rosette et la dormance chez la plupart des plantes (NITSCH (72), WAREING (103), WAXMAN (104)), la photopériode longue n'agit sur une plante naine que si la température est supérieure à un certain seuil. Toutefois, même dans les conditions les plus favorables, on ne peut provoquer de levées de dormance par une exposition à de longues photopériodes.

Les radiations qui semblent les plus aptes à prolonger la végétation de plants nains physiologiques sont les radiations rouges mais des essais systématiques seraient à entreprendre à ce sujet.

Tout ceci donne à penser que les facteurs physiques du milieu provoquent des modifications physiologiques conditionnant la croissance des embryons ou des jeunes plants.

CHAPITRE VI

MODIFICATION DU NANISME PHYSIOLOGIQUE PAR L'ACTION DE DIVERS FACTEURS CHIMIQUES

Si les phénomènes de dormance de graines et de bourgeons végétatifs sont très répandus dans le règne végétal, les phénomènes liés au nanisme de l'épicotyle le sont beaucoup moins ; on ne les rencontre guère que chez les arbres fruitiers et quelques autres Rosacées (*Sorbus, Crataegus, Rhodotypos*).

De nombreux chercheurs ont pensé que ces phénomènes pouvaient être liés à des variations dans le chimisme des plantes ; en particulier, on a cherché à provoquer des modifications dans le comportement des embryons ou des plantes physiologiquement nains à la suite de traitements par des substances régulatrices de la croissance. Les essais furent très nombreux. Les résultats positifs très rares reflètent la particularité du phénomène du nanisme de l'épicotyle.

Les traitements par les substances régulatrices de la croissance peuvent être effectués à différents stades de l'évolution de la graine : au cours de sa formation, le fruit étant sur l'arbre, en essayant de contrarier ou d'accélérer la maturité du jeune embryon ; avant ou pendant la germination de la graine, au moment où les phénomènes de nanisme se manifestent ; enfin, après la germination, les traitements peuvent être effectués sur des plantes physiologiquement naines.

Les diverses substances de croissance, stimulantes ou inhibitrices (vitamines, thiourée, éthylènechlorhydrine, auxines) ont été essayées avec des résultats décevants. Il faut attendre la découverte des propriétés des gibberellines en 1954 par BRIAN pour faire avancer la solution du problème. Ces substances interviennent remarquablement dans la physiologie des plantes et leurs propriétés permettent de mieux comprendre certains phénomènes de croissance et de développement, ainsi que leur déterminisme. STOWE et YAMAKI (85), BRIAN et GROWE (15), CHOUARD (20), TSUKAMOTO (89), PHINNEY (76), WELLENSIEK (105). NITSCH (74), et MOREL (66) ont particulièrement étudié ces questions.

Les gibberellines possèdent les propriétés d'accélérer la germination de certaines graines, de favoriser et de stimuler la croissance des plantes génétiquement naines telles que le maïs, le pois ou le haricot, de stimuler l'allongement des tiges, de déterminer ou de hâter la floraison, même dans des conditions défavorables de thermopériode ou de photopériode, et enfin de supprimer des dormances de bourgeons. Certaines travaux indiquent que les gibberellines sont capables de remplacer l'effet du froid ou l'effet de certaines radiations lumineuses.

Peu de recherches ont encore été effectuées sur les arbres fruitiers avec l'acide

gibberellique. Le mérite revient à Miss BARTON d'avoir signalé la première, en 1956 (5), que des applications d'acide gibberellique sur de jeunes plants nains physiologiques permettent de supprimer le port en rosette. Miss BARTON travaille sur de jeunes pommiers nains physiologiques de l'espèce *Malus arnoldiana*. L'application d'acide gibberellique a lieu au premier stade de la croissance, juste après la germination. On constate très rapidement que l'acide gibberellique favorise l'élongation de la tige, provoque l'allongement des entrenœuds et évite la formation de la rosette de feuilles. Miss BARTON signale que c'est actuellement la seule substance chimique connue pour provoquer ce phénomène. A la même époque, nous avons essayé nous-même de rechercher l'action de l'acide gibberellique sur des semis d'arbres fruitiers à noyau du genre *Prunus* ayant subi ou non la post-maturation.

Plus tard, en 1957 et 1958, cependant que nous poursuivions nos recherches, WITTWER et BUKOVAC (106), puis NITSCH (73) signalent que la paresse de l'épicotyle de jeunes semis de pêchers non soumis à une post-maturation est supprimée par des applications d'acide gibberellique.

Dans ce chapitre, nous allons tout d'abord étudier l'action des substances de croissance autres que l'acide gibberellique sur les sujets présentant un nanisme physiologique ; nous étudierons ensuite l'action particulière de cet acide gibberellique sur le même phénomène.

I. — Action de diverses substances de croissance, autres que l'acide gibberellique.

En utilisant la technique de germination sur milieu gélosé d'embryons de pêcher sans tégument, TUKEY (95), en 1938, a constaté que la présence de substances de croissance dans le milieu de germination n'accélérait pas la germination et ne supprimait pas les phénomènes de nanisme. Les essais avaient été effectués avec l'acide indol acétique (AIA), l'acide indol butyrique (AIB), l'acide indol propionique, l'acide propionique, de l'extrait de levure et du glycocolle, aux concentrations suivantes :

AIA	1 mg/l ; 0,1 mg/l ; 10 mg/l
AIA	1 mg/l + glycocolle 100 mg/l
AIB	1 mg/l
AIB	1 mg/l + glycocolle 700 mg/l
Acide indol propionique	1 mg/l ; 10 mg/l
Acide propionique	1 mg/l ; 10 mg/l
Extrait de levure	10 mg/l ; 200 mg/l
Extrait de levure	10 mg/l + glycocolle 10 mg/l
Glycocolle	100 mg/l

Plus tard, TUKEY et CARLSON (97) réussissent à obtenir la germination de graines de pêcher Lovell non stratifiées en les traitant par de la thiourée (trempage pendant 2 heures dans une solution à 0,5 p. 100 ou pendant 48 heures dans une solution à 0,1 p. 100). La germination est très lente, puisque l'hypocotyle ne perce les téguments qu'après une semaine tandis que l'épicotyle émerge au bout de 15 à 18 jours, mais presque toutes les graines germent.

Un résultat semblable est obtenu en posant les graines sur du papier filtre et en imbibant celui-ci avec une solution de thiourée à 0,25 p. 100.

Les plantes provenant des graines ainsi traitées présentent tous les caractères nains des pêchers non stratifiés (feuilles anormales, rosette). La thiourée a ainsi supprimé la dormance de la graine sans influer sur la dormance de l'épicotyle. Ce traitement paraît donc provoquer le même effet que l'enlèvement des téguments.

Seules les graines de la variété Lovell ont réagi à la thiourée ; aucun résultat intéressant n'a été obtenu avec les graines d'autres variétés comme Elberta, J. H. Hale, Muir.

Miss BARTON (4) traite des pépins de pommier avant ou après leur stratification par des substances de croissance. Elle constate que le trempage des pépins avant leur mise en stratification n'a aucun effet. Les trempages étaient effectués dans l'acide phényl-acétique, l'acide naphtalène acétique, l'acide indol acétique, l'acide indol butyrique, à des concentrations variant de 10 à 200 mg/l, pendant des durées de 6 heures à 5 jours. Les graines traitées ont montré le même comportement que les graines témoins.

Par contre, le traitement par trempage de pépins stratifiés empêche leur germination et provoque une dormance de la graine que l'on peut lever par une seconde exposition à une basse température. Des pépins, stratifiés pendant 1 mois et demi à 5° C et traités par immersion dans une solution d'alpha naphtalène acétate de potassium pendant 2 jours, ont germé dans les proportions suivantes :

Témoins		92 p. 100	
Pépins traités :			
solution à	10 mg/l....	82 p. 100	
	25 mg/l....	76 p. 100	
	50 mg/l ...	24 p. 100	(65 p. 100 après une nouvelle stratification de 1 mois)
	100 mg/l ...	0	(19 p. 100 après une nouvelle stratification de 1 mois)
	200 mg/l ...	0	(0 p. 100 après une nouvelle stratification de 1 mois)

Des résultats analogues, c'est-à-dire sans action sur la dormance de l'épicotyle, ont été obtenus avec *Paeonia suffruticosa, Lilium auratum, Viburnum* sp.

Enfin, BRADLEY et CRANE (12) constatent que des graines d'abricotier, provenant de fruits traités lors du durcissement de l'endocarpe par des substances de croissance (acide 2, 4-dichlorophénoxyacétique ou 2, 4-D à 25, 50 et 100 mg/l ; acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique ou 2, 4, 5-TP et acide 2, 4, 5-trichlorophénoxyacétique ou 2, 4, 5-T à 15, 25, 50 et 100 mg/l) sont incapables ou peu capables de germer, même après trois mois de stratification.

Les rares plantes obtenues montrent une inhibition de l'épicotyle et de la racine, accompagnée de proliférations de tissus au niveau de l'insertion des cotylédons. Ces proliférations sont attribuées, après examen microscopique, à un retard dans la différenciation du phloème et à un déséquilibre dans son fonctionnement ultérieur, mais on ne les trouve que si les traitements ont été effectués avec des substances à noyau « phénoxy », elles ne se produisent pas à la suite de traitements par l'acide naphtalène acétique à 25 mg/l et 100 mg/l qui inhibent aussi la germination.

Si des graines stratifiées d'abricotier sont traitées directement par le 2, 4, 5-T, les résultats sont semblables, comme le montre le tableau 18.

Les substances de croissance, sans provoquer de modifications morphologiques, peuvent influer sur la physiologie et le comportement ultérieur de la graine, même après plusieurs mois et après une stratification.

TABLEAU 18

Pourcentage de plants viables obtenus à partir de graines stratifiées d'abricotier ayant trempé pendant 12, 24 et 36 heures dans des solutions contenant diverses concentrations de 2, 4, 5-T

Durée du traitement en heure	12	24	36
Concentration (en mg/l) :			
0 (témoin)	100	90	69
1	100	64	27
2	83	40	7
4	42	9	0
8	8	0	0

Nous avons nous-même tenté de poursuivre ces recherches, de 1952 à 1954, en traitant des graines stratifiées et non stratifiées par des solutions de substances de croissance avant la mise en germination sur milieu gélosé dans des conditions d'asepsie aussi rigoureuses que possible. Deux essais furent entrepris dans ce but.

Premier essai

Un premier essai fut réalisé avec des embryons d'hybride amandier x pêcher et de prunier Stark Green Gage, non stratifiés ou provenant de graines stratifiées pendant 6 semaines à une température de + 1° C, ainsi qu'avec des embryons stratifiés de *Prunus Davidiana*. Après l'enlèvement des téguments, l'embryon est désinfecté pendant 5 minutes dans une solution d'eau de Javel à 2 p. 100, puis plongé pendant 16 heures dans la solution de substances de croissance. Il est ensuite traité de nouveau à l'eau de Javel pendant 1 minute avant d'être placé dans le flacon à germination contenant de la gélose pure.

Trois traitements furent effectués :

acide α naphtalène acétique (ANA) à 10 mg/l ;
acide indol butyrique (AIB) à 10 mg/l ;
acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque (ATIB) à 40 mg/l.

Nous avons inclus ATIB dans cet essai à cause de son rôle d'anti-auxine reconnu par divers auteurs.

Les observations concernant le développement des racines et de la tige furent effectuées deux fois par semaine pendant 30 à 60 jours. Elles ont conduit aux constatations suivantes :

Hybriae amandier x pêcher, souche S. 626

On s'est référé à deux groupes de témoins non traités : l'un était constitué par des embryons non stratifiés qui ont donné naissance à des plantes naines avec une tige courte présentant des anomalies de l'épicotyle ; l'autre comprenait des embryons stratifiés pendant 6 semaines qui ont donné naissance à des plantes à croissance rapide, formant en 20 jours une tige de 40 mm et un système radiculaire important.

Traitement des embryons non stratifiés.

L'acide naphtalène acétique stimule très nettement la formation de racines secondaires, à tel point que le système radiculaire devient fasciculé. L'allongement de

l'épicotyle est supérieur à celui du témoin et la rosette de feuilles est moins nette. L'aspect de ces plantes se rapproche de celui des plants témoins stratifiés (fig. 28).

L'acide indol butyrique n'a pas provoqué de réactions particulières : les plants se comportent comme le témoin (fig. 29).

L'acide triiodobenzoïque a un effet inhibiteur très marqué. La germination est retardée de 8 à 10 jours et les embryons ont une croissance anormale : on constate un épaississement des tissus où sont insérés les cotylédons ; l'hypocotyle forme tardivement des racines très grosses, à croissance lente, alors que l'épicotyle forme une tige sans autre anomalie (fig. 29).

Traitement des embryons stratifiés.

L'acide α naphtalène acétique retarde légèrement la vitesse de germination et la croissance des embryons. La tige est peu modifiée par le traitement, mais le système radiculaire devient fasciculé. De très nombreuses racines secondaires se développent et deviennent aussi importantes que la racine principale.

L'acide indol butyrique retarde légèrement la germination, tandis que l'hypocotyle s'épaissit. Racines et tige ont un comportement normal.

L'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque a un effet inhibiteur très net. On observe un épaississement des tissus de la tige, au niveau des cotylédons, une croissance très lente de racines de gros diamètre, tandis que la tige ne s'allonge pas du tout. On obtient une rosette de feuilles rappelant un peu les plants témoins non stratifiés.

Prunus Davidiana, souche S. 1490

Le traitement a été effectué uniquement sur des embryons stratifiés. L'acide naphtalène acétique retarde légèrement les processus de germination, mais n'a aucune action sur le développement de la tige ou des racines. L'acide indol butyrique n'a également aucune action. L'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque est sans effet sur la tige, mais inhibe totalement l'hypocotyle et la racine. De tels plants ne peuvent être transplantés.

Prunier européen Stark Green Gage. souche P. 459

Les plants témoins non stratifiés ont eu une germination lente ; ils présentent une racine principale qui s'allonge rapidement et une tige qui ne dépasse pas 25 à 30 mm. Les plants témoins stratifiés germent plus rapidement et ont une tige qui atteint 50 mm.

Traitement des embryons non stratifiés.

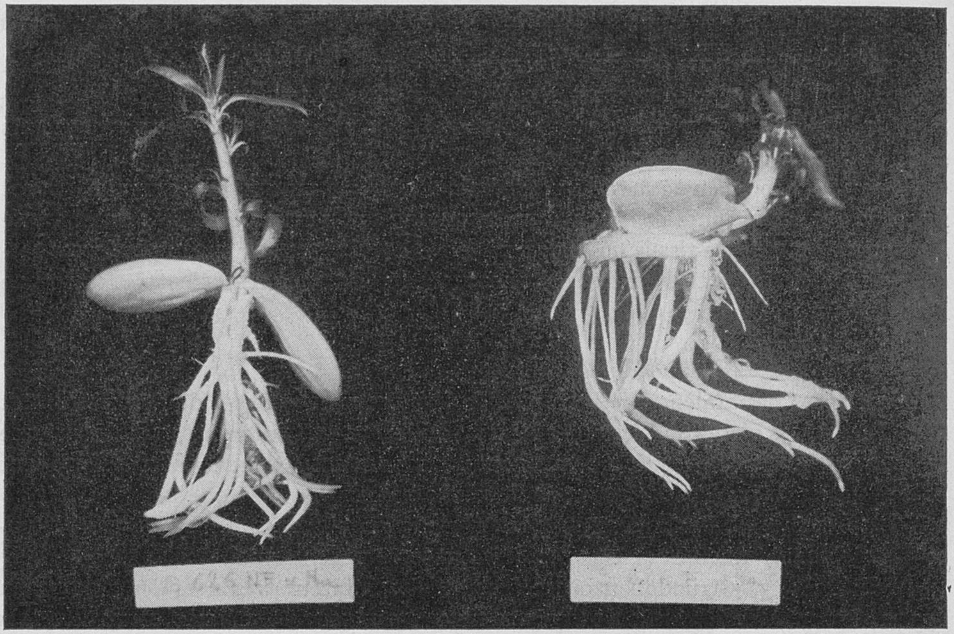
L'acide naphtalène acétique inhibe la germination sans provoquer d'anomalies caractéristiques.

L'acide indol butyrique est sans action.

L'effet de l'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque n'a pu être observé.

Traitement des embryons stratifiés.

L'acide naphtalène acétique retarde la germination de deux ou trois semaines. L'hypocotyle et la racine sont épaissis et ne s'allongent que très peu, alors que l'épicotyle n'évolue pas du tout.



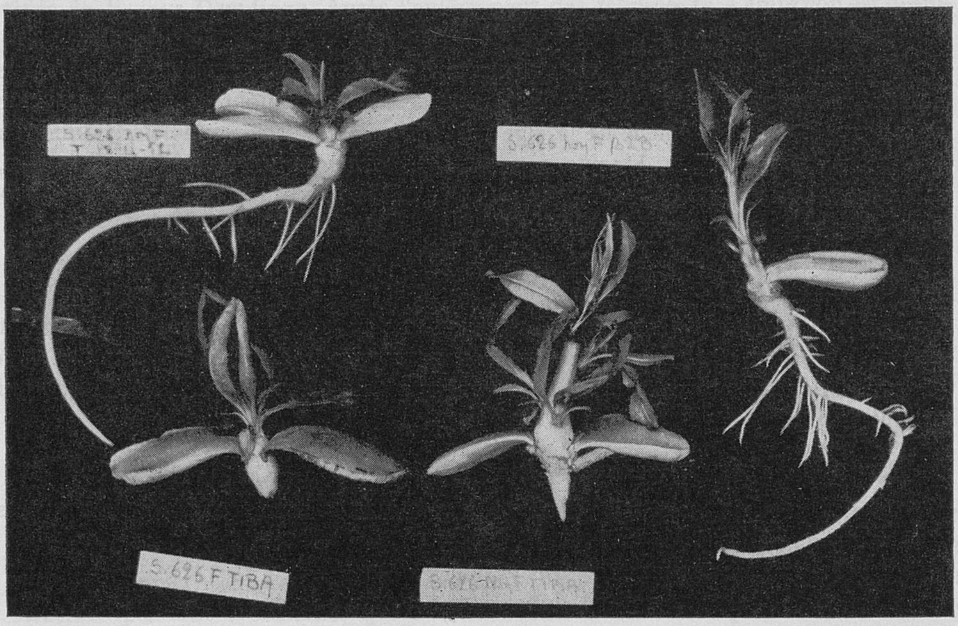


FIG. 28 et 29. — *Traitement par des substances de croissance d'embryons stratifiés* (*F*) *et non stratifiés* (*NF*) *d'hybride amandier* × *pêcher S.* 626. *L'acide* α*-naphtalène acétique* (α*Na*) *stimule la formation des racines et favorise l'allongement de l'épicotyle chez les plantes non stratifiées.*
L'acide β*-indol butyrique* (β*IB*) *est pratiquement sans effet.*
L'acide triiodobenzoïque (*TIBA*) *inhibe l'hypocotyle et provoque un épaississement des tissus de la tige au niveau des cotylédons.*

L'acide indol butyrique retarde légèrement la germination, mais n'a aucun effet marqué.

L'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque inhibe la germination pendant 3 semaines à un mois et empêche la racine et la tige de s'allonger (fig. 30).

En résumé, cet essai met en évidence l'effet inhibiteur, ou retardateur, des traitements par des substances de croissance.

L'acide indol butyrique n'a pratiquement aucun effet à la concentration utilisée de 10 mg/l.

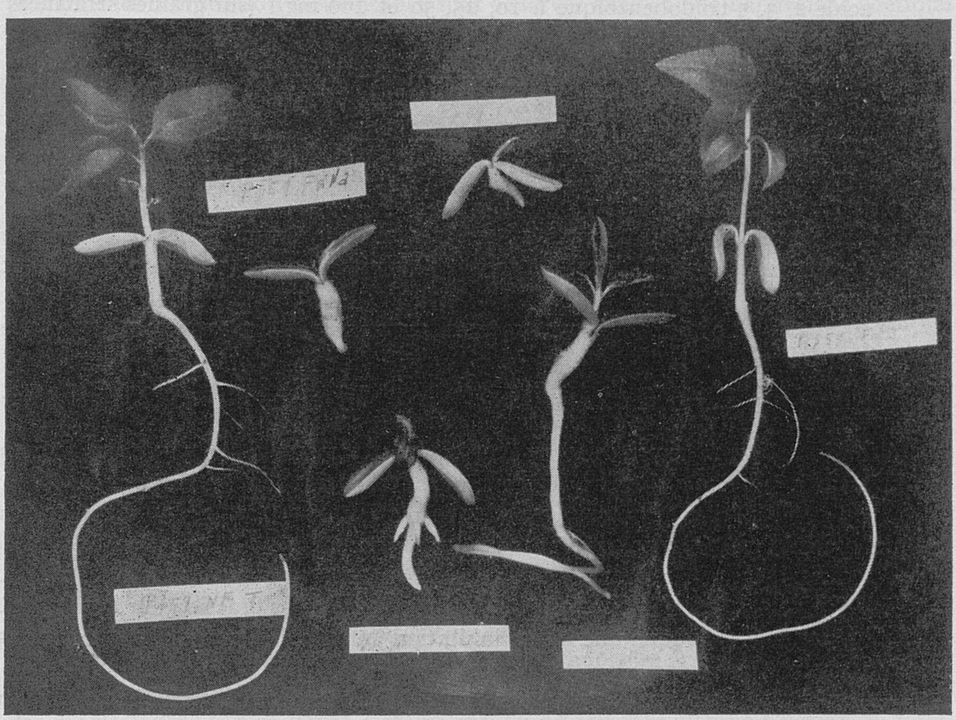


FIG. 30. — *Traitement par des substances de croissance d'embryons stratifiés (F) et non stratifiés (NF) de prunier européen Stark Green Gage* P. 459. *On constate une inhibition très nette provoquée par l'acide α-naphtalène acétique (αNa) et par l'acide triiodobenzo|que (TIBA) dans les conditions de l'essai.*

L'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque à 40 mg/l inhibe à peu près complètement la formation des racines et retarde considérablement l'allongement de la tige.

L'acide naphtalène acétique est le seul qui ait une action positive, mais uniquement sur l'amandier x pêcher. La formation des racines est stimulée très nettement ; les embryons non stratifiés ont une tige plus longue et un port en rosette moins net que les témoins, alors que la tige d'embryons stratifiés ne réagit pas.

DEUXIÈME ESSAI

Un deuxième essai, complémentaire, fut réalisé pendant l'hiver 1953-54, en utilisant des graines de pêcher S. 305-1, non stratifiées ou stratifiées pendant 11 semaines à une température de + 1° C. Les graines, munies de leurs téguments, sont traitées

par trempage dans la solution de substances de croissance, pendant une durée de 48 heures. Après le traitement les téguments sont enlevés, les embryons désinfectés par une solution d'eau de Javel, puis placés dans des flacons à germination contenant de la gélose.

Les traitements suivants furent effectués :

trempage dans l'eau (témoin) ;
acide naphtalène acétique à 10, 25 et 50 mg/l ;
acide indol butyrique à 10, 25, et 50 mg/l ;
acide 2, 3, 5-triidobenzoïque à 10, 25, 50 et 100 mg/l (sur graines stratifiées uniquement).

Traitement des graines non stratifiées.

Les embryons témoins ont une germination lente et donnent de jeunes plants nains physiologiques, avec un système radiculaire relativement important et une tige de 30 mm au bout de 20 jours.

L'acide naphtalène acétique, à 10 mg/l, stimule la formation et la croissance des racines secondaires ; l'épicotyle s'accroît plus vite que sur les plants témoins et atteint 50 mm en 20 jours.

A 25 mg/l, il ne stimule plus les racines, mais favorise légèrement la croissance de l'épicotyle.

A 50 mg/l, il n'a plus d'action favorable. On peut déceler, dans certains cas, une légère action inhibitrice portant sur la racine et sur la tige.

L'acide indol butyrique, à 10 mg/l, stimule nettement la croissance des racines secondaires, après une quinzaine de jours, mais n'a aucun effet sur la tige.

A 25 mg/l, il favorise encore plus qu'à 10 mg/l la formation et la croissance des racines secondaires. Aucune action sur la tige n'est observée.

A 50 mg/l, par contre, il ralentit la croissance des racines, mais n'affecte pas la tige.

L'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque à 10 et 25 mg/l n'a pas d'action sur l'embryon.

A 50 mg/l, il provoque une légère inhibition dans la croissance des tiges et des racines, amenant un retard de 3 à 4 jours.

A 100 mg/l, il n'a pas d'action sur la tige. On constate une inhibition plus ou moins générale des racines.

Traitement des graines stratifiées

Les plants témoins provenant de graines stratifiées ont une croissance rapide et leurs tiges ont tendance à brunir au bout de 20 jours de germination.

L'acide naphtalène acétique, à 10 mg/l, retarde la germination de quelques jours puis stimule l'allongement de la tige. Les racines sont légèrement inhibées.

A 25 mg/l, il inhibe nettement le système radiculaire mais favorise légèrement l'allongement de la tige.

A 50 mg/l, il inhibe partiellement le système radiculaire et n'a aucun effet sur la tige.

L'acide indol butyrique à 10 mg/l, stimule la formation et la croissance des racines, mais n'a pas d'action sur la tige.

A 25 mg/l, il stimule encore plus les racines et reste sans effet sur l'épicotyle.

A 50 mg/l, il stimule également les racines, mais des phénomènes de toxicité (enroulement des racines) se manifestent.

Dans les conditions de l'essai (trempage de la graine munie de ses téguments), les traitements par des substances de croissance aussi diverses que l'acide naphtalène acétique, l'acide indol butyrique et l'acide triiodobenzoïque sont pratiquement sans effet sur la croissance de l'épicotyle. On ne parvient ni à provoquer une croissance vigoureuse des plants nains physiologiques, ni à favoriser la formation de rosette sur les plants stratifiés. Seul, l'acide naphtalène acétique à 10 et 25 mg/l stimule légèrement la croissance de l'épicotyle, mais cet effet est momentané. L'acide indol butyrique stimule nettement la formation et la croissance des racines, tandis que des phénomènes d'inhibition momentanée sont observés avec l'acide naphtalène acétique et l'acide triiodobenzoïque.

Les résultats de ce deuxième essai ne concordent pas toujours avec ceux de l'essai précédent. Ces différences de réaction des embryons peuvent s'expliquer d'abord par la nature du matériel végétal qui n'est pas le même, ensuite par la technique de traitement : embryon avec tégument dans un cas, sans tégument dans l'autre. Les téguments, en protégeant l'embryon, ont ralenti considérablement la pénétration des substances de croissance.

Troisième essai

Nous avons mis à germer sur milieu gélosé des embryons frais de pêcher Veteran, provenant de fruits traités par de l'acide 2, 4, 5-trichlorophénoxypropionique à 65 mg/l. Le traitement avait été effectué 4 semaines avant la maturité des fruits. Nous avons constaté que la germination des embryons traités était retardée de 3 à 4 jours par rapport à celle des embryons témoins. Le traitement n'a pas eu de répercussion sur la croissance de l'épicotyle, mais il a perturbé la croissance du système radiculaire ; toutes les racines s'allongent lentement et s'enroulent en torsade les unes autour des autres. Au bout de trois semaines, toutes les plantes peuvent être repiquées et sont parfaitement viables. Le traitement par l'acide trichlorophénoxypropionique n'a pas eu d'effet très toxique sur les embryons de pêcher; ceux-ci ont donc un comportement différent des embryons d'abricotier qui sont tués par un traitement analogue (12).

D'après tous ces essais, il semble que le traitement des graines par les substances de croissance retarde, ralentisse ou inhibe plus ou moins complètement la croissance des racines ou de la tige. Dans certains cas, on ne constate aucune réaction, ni favorable, ni défavorable. Enfin, s'il semble bien que l'acide naphtalène acétique, à une faible concentration, soit capable de favoriser l'allongement de l'épicotyle d'embryons non stratifiés, au moins chez le pêcher et chez l'amandier x pêcher, ce traitement n'a pas empêché la manifestation du nanisme physiologique. Les résultats obtenus par l'application de substances de croissance synthétiques n'ont donc jusqu'ici pas permis d'expliquer le nanisme physiologique ou les faits de la stratification.

II. — Action de l'acide gibberellique.

Nous étudierons successivement l'action de l'acide gibberellique (AG) sur les différentes phases de la vie d'embryons non stratifiés : germination et évolution en plantes physiologiquement naines. Nous verrons également son action sur des plantes

L'acide gibberellique utilisé dans ces recherches nous a été procuré gracieusement par la Station de recherches de la Dargoire (Péchiney-Progil), par la Société Rhone-Poulenc et par J. P. Nitsch, du Laboratoire du Phytotron.

stratifiées. Dans la plupart des cas, nous avons effectué nos études sur trois espèces : abricotier, pêcher, cerisier.

I. Action de l'acide gibberellique sur la vitesse de germination des embryons

Abricotier, variété Caninos

Essai I.

Les graines, récoltées au mois de juin et conservées au laboratoire, furent traitées par trempage pendant 16 heures dans des solutions contenant respectivement 1, 5, 10 et 50 mg d'acide gibberellique par litre. Pendant ce trempage, chaque graine a absorbé environ 100 mg de solution, c'est-à-dire respectivement 0,1 — 0,5 — 1 et 5 milligrammes d'acide gibberellique.

Après le trempage, les téguments furent enlevés, l'embryon désinfecté par l'eau de Javel diluée, puis mis à germer sur gélose.

Chaque traitement portait sur 10 graines. Nous avons considéré comme germé tout embryon dont les cotylédons étaient étalés et dont l'hypocotyle et l'épicotyle commençaient à s'allonger. Les observations furent faites, 4,6 et 9 jours après la mise en germination et elles sont rassemblées dans le tableau 19.

TABLEAU 19.

Germination d'embryons d'abricotier traités par trempage dans des solutions d'acide gibberellique à diverses concentrations (10 embryons par traitement)

Traitement	Nombre d'embryons ayant germé		
	au bout de 4 jours	au bout de 6 jours	au bout de 9 jours
Témoin	2	4	7
AG 1 mg/l	2	4	9
AG 5 mg/l	4	4	8
AG 10 mg/l	4	9	9
AG 50 mg/l	8	9	10

Si l'on estime la vitesse de germination par la méthode d'ABBOTT (1) en affectant chaque embryon le jour de sa germination d'un coefficient inversement proportionnel au nombre de jours écoulés depuis l'origine (fixée ici au surlendemain de la mise sur gélose), on obtient les résultats exprimés dans le tableau 20.

TABLEAU 20

Vitesse de germination d'embryons d'abricotier traités par trempage dans les solutions d'acide gibberellique

Ecart en jours de l'origine à la germination	Coefficient de vitesse de la germination	Nombre d'embryons ayant germé				
		Témoin	AG 1	AG 5	AG 10	AG 50
2	1/2	2	2	4	4	8
4	1/4	2	2	0	5	1
7	1/7	3	5	4	0	1
Vitesse totale (maximum 10)		1,93	2,2	2,56	3,25	4,37

La germination des embryons a donc été accélérée par des traitements par l'acide gibberellique à 10 et 50 mg/l. La concentration de 50 mg/l est plus stimulante que celle de 10 mg/l. Les concentrations de 5 et 1 mg/l n'ont pas d'effet marqué (fig. 31).

Essai 2.

Nous avons utilisé une autre méthode de travail pour préciser l'action exercée par l'acide gibbérellique sur la germination. Une solution d'acide gibberellique est mélangée au milieu de germination au moment où les flacons sont préparés. La tempé-

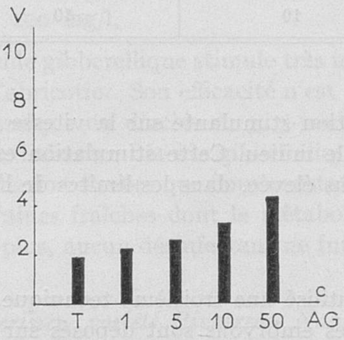


FIG. 31. — *Vitesse de germination, calculée d'après la méthode d'ABBOTT (1), d'embryons d'abricotier, variété Caninos, non traités (T) et traités par trempage dans des solutions d'acide gibberellique de 1, 5, 10 et 50 mg/l.*

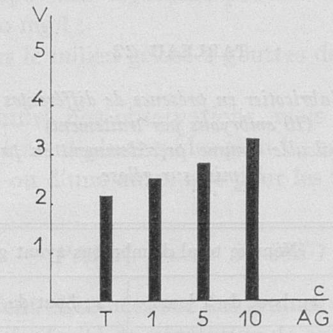


FIG. 32. — *Vitesse de germination, calculée d'après la méthode d'ABBOTT (1), d'embryons d'abricotier, variété Caninos, déposés sur des milieux ne contenant pas (T) ou contenant* 1, 5 et 10 *mg/l d'acide gibberellique.*

rature est alors voisine de 80° C et l'acide gibberellique conserve toute son activité, puisqu'il n'est défruit qu'à une température supérieure à 100° C. On a ainsi préparé des milieux de germination contenant 1, 5 et 10 mg/l d'acide gibberellique. Pour chaque traitement, 10 embryons d'abricotier Caninos furent utilisés, sans téguments, et désinfectés à l'eau de Javel. Les observations furent effectuées 5 et 9 jours après la mise sur gélose et elles sont rassemblées dans le tableau 21.

TABLEAU 21

Germination d'embryons d'abricotier sur un milieu contenant de l'acide gibberellique (10 embryons par traitement)

Traitement	Nombre d'embryons ayant germé		Vitesse de germination
	au bout de 5 jours	au bout de 9 jours	
Témoin	5	8	2,16
AG 1 mg/l	6	9	2,51
AG 5 mg/l	8	9	2,83
AG 10 mg/l	10	10	3,3

Cet essai confirme l'action stimulante sur la vitesse de germination de l'acide gibberellique présent dans le milieu. Cette stimulation est d'autant plus marquée que la concentration est plus élevée, dans les limites de l'essai (fig. 32).

Essai 3.

En 1958, nous avons utilisé une troisième technique qui s'est révélée efficace, pratique et plus précise. Les embryons sont déposés sur la gélose, puis on ajoute aseptiquement la solution d'acide gibberellique ; 2 gouttes de solution à 100 mg/l, c'est-à-dire environ 10γ par flacon. L'acide gibberellique se trouve alors sur le milieu, en contact avec l'embryon. Nous avons utilisé des graines fraiches, de sorte qu'il fut inutile de les désinfecter avant la germination.

TABLEAU 22

Germination d'embryons d'abricotier en présence de différentes substances de croissance (10 embryons par traitement)
La vitesse de germination est calculée comme précédemment en prenant l'origine 2 jours après la mise sur gélose

Traitement	Nombre total d'embryons ayant germé		Vitesse de germination (max. 10)
	au bout de 3 jours	au bout de 7 jours	
Témoin	3	6	3,60
AG	9	0	9
ATIB	4	7	4,60
ATCB	6	8	6,40
AG + ATIB	8	10	8,40
AG + ATCB	8	10	8,40
ATIB + ATCB	2	6	2,80
AG+ATIB+ATCB	8	9	8,20

L'essai fut complexe, car l'action de plusieurs substances de croissance était étudiée simultanément : acide gibberellique (AG), acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque

(ATIB) et acide 2, 3, 5-trichlorobenzoïque (ATCB). Les traitements étaient les suivants :

Témoin
AG : 2 gouttes à 100 mg/l
ATCB : 2 gouttes à 100 mg/l
ATIB : 2 gouttes à 100 mg/l
AG : 2 gouttes à 100 mg/l + ATCB : 2 gouttes à 100 mg/l
AG : 2 gouttes à 100 mg/l + ATIB : 2 gouttes à 100 mg/l
ATIB : 2 gouttes à 100 mg/l + ATCB : 2 gouttes à 100 mg/l
AG : 2 gouttes à 100 mg/l + ATIB : 2 gouttes à 100 mg/l + ATCB : 2 gouttes à 100 mg/l,

On voit ainsi que l'acide gibberellique stimule très nettement la germination des embryons non stratifiés d'abricotier. Son efficacité n'est pas modifiée par la présence d'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque ou d'acide 2, 3, 5-trichlorobenzoïque. Le mélange de ces deux substances en l'absence d'acide gibberellique retarde la germination.

Les vitesses de germination élevées que nous constatons ici sont dues au fait que nous avons utilisé des graines fraîches dont le métabolisme n'avait pas été arrêté par une dessiccation ; de plus, aucun désinfectant ne fut employé dans cet essai.

Cerisier, variété Bigarreau Napoléon

Des embryons frais de cerisier ont été déposés sur le milieu gélosé avec les traitement suivants :

témoin ;

embryon ayant trempé sans tégument pendant 18 heures dans une solution d'acide gibberellique à 100 mg/l ;

embryon recevant sur le milieu gélosé 2 gouttes de solution à 100 mg/l d'acide gibberellique.

Nous n'avons pas chiffré nos observations, mais nous avons constaté que les processus de germination étaient plus rapides pour les embryons ayant reçu de l'acide gibberellique d'une façon ou d'une autre que pour les témoins.

Pêcher, souche S. 305-1

Toutes les études furent effectuées sur des graines ou des embryons de la souche S. 305-1, connue pour la régularité de végétation de ses semis.

Essai 1.

Des graines fraîches furent traitées par trempage pendant 14 heures dans une solution d'acide gibbreellique. Après ce traitement, les téguments furent enlevés, les embryons désinfectés, puis placés sur gélose. Plusieurs concentrations d'acide gibberellique furent utilisées : 1, 5, 10, 50 et 100 mg/l.

La germination de l'ensemble des embryons s'effectua de façon homogène et aucune différence nette ne s'est manifestée entre les traitements. Nous avons toutefois noté une légère avance du lot 50 et un retard de plusieurs jours du lot 100.

Ces résultats indiquent que l'acide gibberellique n'a pratiquement aucun effet

sur la vitesse de germination des embryons de pêcher dans les conditions de l'essai. Or ces conditions n'étaient pas favorables à la pénétration de l'acide gibberellique dans l'embryon, puisque celui-ci était frais et pourvu de ses téguments.

Essai 2.

Des graines de pêcher S. 305-1, conservées au sec depuis six semaines, furent traitées par trempage pendant 15 heures dans des solutions d'acide gibberellique et d'acide indol acétique. Les concentrations des solutions pour chacun des produits étaient :

AG	0	1	5	10	50 mg/l
AIA	0		5	10	50 mg/l

Chacune des 20 combinaisons possibles fut essayée avec 10 graines. Les téguments furent ensuite enlevés et la germination eut lieu en flacon comme d'habitude.

Les observations furent faites tous les deux jours et ont permis de calculer la vitesse de germination. La germination étant lente, on a fixé l'origine à 6 jours après la mise sur gélose et l'unité de temps égale à 2 jours. Les résultats sont rassemblés dans les tableaux 23 et 24.

TABLEAU 23

Germination d'embryons de pêcher traités par trempage dans des mélanges d'acide gibberellique et d'acide indol acétique (10 embryons par traitement)

	Nombre d'embryons ayant germé								
	au bout de 12 jours				au bout de 24 jours				
AG ↓ AIA →	0	5	10	50	AG ↓ AIA →	0	5	10	50
0............	3	0	0	2	0............	8	4	1	8
1............	2	1	1	1	1............	7	7	4	7
5............	1	1	0	0	5............	10	7	2	6
10............	1	1	0	0	10............	10	4	7	4
50............	5	4	1	1	50............	9	10	5	8

TABLEAU 24

Vitesse de germination d'embryons de pêcher traités par trempage dans des mélanges d'acide gibberellique et d'acide indol acétique

	Vitesse de germination				
AG ↓ AIA →	0	5	10	50	Moyenne
0..............	2,26	0,59	0,26	1,82	1,23
1..............	1,90	1,55	0,86	1,66	1,49
5..............	2,01	1,54	0,28	1,15	1,24
10..............	2,41	0,68	1,26	0,70	1,26
50..............	3,45	2,59	1,42	1,69	2,29
Moyenne.......	2,4	1,38	0,81	1,4	

En conclusion, cet essai montre que l'acide indol acétique gêne la germination, tandis que l'acide gibberellique la stimule, surtout à la concentration de 50 mg/l. Ce fait est confirmé par deux publications récentes. L'une, de GRAY (38), indique que des graines de pêcher, traitées par la gibberelline, sont capables de germer munies de leurs téguments et sans post-maturation par le froid, L'acide gibberellique produit ici une levée de dormance analogue à celle que TUKEY et CARLSON (97) ont provoquée avec de la thiourée. L'autre publication, de DONOHO et WALKER (29), relate que des graines de pêcher Elberta, partiellement stratifiées et traitées par trempage dans des solutions d'acide gibberellique à 100 ou 200 mg/l, ont un meilleur pouvoir de germination. Cependant, des concentrations supérieures à 200 mg/l inhibent la germination. D'après nos travaux, une concentration de 100mg/l d'acide gibberellique provoque un effet retardateur de quelques jours sur la germination d'embryons de pêcher.

Observations diverses

A. Nous avons souvent noté une proportion plus grande d'embryons qui germaient à la suite d'un traitement à l'acide gibberellique. Dans la plupart des cas, la germination a lieu pour les 10 embryons traités, alors qu'elle ne se produit que pour 7 ou 8 embryons témoins. Il y a donc une augmentation du pouvoir germinatif des embryons à la suite du traitement par l'acide gibberellique. Ce phénomène intervient dans les valeurs élevées de la vitesse de germination des lots traités.

B. Nous avons observé que, dans la plupart des cas, le traitement par l'acide gibberellique favorise la formation de la chlorophylle dans les cotylédons. Les embryons traités présentent très souvent des cotylédons d'un vert plus foncé quecelui que l'on observe sur des embryons non traités ou traités par une solution à faible concentration. Cette observation n'est pas en contradiction avec le fait général que les plantes traitées au cours de leur végétation présentent des feuilles plus jaunes et légèrement chlorotiques car, tous les constituants de la chlorophylle étant présents dans les cotylédons, l'acide gibberellique paraît stimuler les réactions qui conduisent à la formation de cette substance.

C. D'autre part, nous avons constaté une stimulation de l'activité du cambium due à l'action de l'acide gibberellique sur certains jeunes abricotiers. Les embryons avaient été placés sur un milieu gélosé contenant 10 mg/l d'acide gibberellique. Après leur germination, pendant les premières phases de leur croissance, nous avons observé que la zone de la tige autour de l'insertion des cotylédons, au niveau du premier entrenœud et parfois sur l'hypocotyle, avait une tendance marquée à se fendre et à former un tissu provenant d'une zone sous-épidermique. Ce tissu, devenu chlorophyllien, a assuré la cicatrisation et aucun autre accident de végétation ne s'est manifesté. Nous n'avons pas observé ce phénomène avec des embryons de pêcher. BRADLEY et CRANE (13) ont signalé de leur côté que la gibberelline, appliquée sur des abricotiers en verger, stimule l'activité de la zone cambiale des rameaux et particulièrement la formation de bois. Ces faits indiquent que l'acide gibberellique peut favoriser la multiplication de cellules, au moins sur l'abricotier.

2. ACTION DE L'ACIDE GIBBERELLIQUE SUR LES PHÉNOMÈNES DE NANISME PHYSIOLOGIQUE

Nous savons que les jeunes plants provenant de la germination d'embryons non stratifiés manifestent un comportement spécial et en particulier présentent des

anomalies foliaires, très importantes si les embryons étaient frais, une croissance lente de l'épicotyle formant des entrenœuds courts et donnant l'aspect d'une rosette de feuilles, une ou plusieurs dormances de longue durée, des bourgeons axillaires entrant parfois en végétation à la place du méristème terminal.

Nous avons étudié l'action de l'acide gibberellique sur ces différents symptômes du nanisme physiologique.

A. Action sur les anomalies foliaires

a) *Traitement des fruits*

Des pulvérisations d'acide gibberellique à 75 mg/l ont été effectuées sur des fruits et sur les feuilles voisines, sur pêcher S. 305-1, à deux époques distinctes : lors de la phase de grande croissance de l'albumen (16 juin 1958) ; lors de la croissance de l'embryon au détriment de l'albumen (10 juillet 1958). Certains fruits furent traités à ces deux dates.

Des traitements dans ces conditions doivent permettre à l'acide gibberellique d'intervenir par sa présence sur la croissance ou sur le degré de maturité physiologique de l'embryon. Pour contrôler cette action, nous avons prélevé des embryons dans des fruits témoins ou traités et nous les avons placé dans des conditions favorables à leur germination en flacons contenant de la gélose.

Un premier essai, effectué à la mi-juillet, alors que l'embryon n'occupait que la moitié de la graine, n'a pas donné de résultat car aucun embryon n'a germé.

Un deuxième essai de germination fut effectué fin juillet avec trois catégories d'embryons : les témoins, les embryons traités le 16 juin et les embryons traités le 10 juillet. Après 6 semaines de germination, nous n'avons observé aucune différence entre les trois catégories d'embryons. L'ensemble de chaque lot est hétérogène, avec quelques embryons qui se développent alors que d'autres n'évoluent pas du tout. Les embryons traités en juillet semblent former une chlorophylle plus foncée que les témoins.

Un troisième essai de germination fut effectué en septembre, lors de la maturité des fruits. On a constaté la présence des mêmes types d'anomalies foliaires sur les plantes issues de fruits traités que sur les témoins.

b) *Traitement des embryons pendant leur germination*

Nous avons choisi des embryons frais prélevés à la maturité des fruits, et nous les avons traités par trempage de l'embryon, sans téguments, dans une solution à 100 mg/l d'acide gibberellique pendant 16 heures ou par addition de 2 gouttes d'une solution à 100 mg/l (soit environ 10 gamma) sur le milieu de germination dès que l'embryon y est déposé.

Nous savons que la germination de tels embryons est souvent avancée par l'acide gibberellique. La transplantation en compost est effectuée dès que possible. On continue à fournir l'acide gibberellique en pulvérisant sur les jeunes plants une solution à 50 mg/l, une fois par semaine.

Nous n'avons jamais observé la disparition des anomalies foliaires à la suite de ces traitements, ni sur des semis de cerisier Bigarreau Napoléon (20 plantes traitées) (fig. 33), ni sur des semis d'abricotier Caninos (10 plantes traitées) (fig. 34), ni sur des semis de pêcher S. 305-1 (10 plantes traitées).

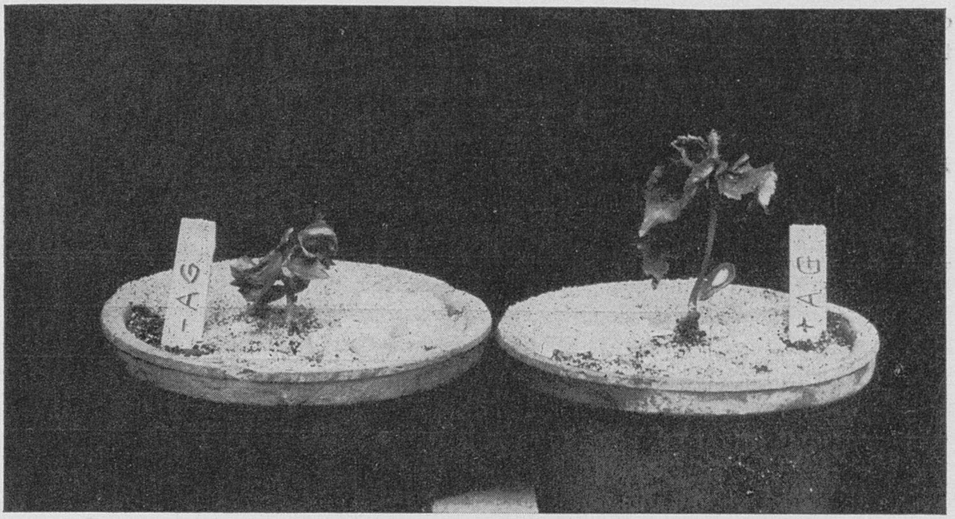
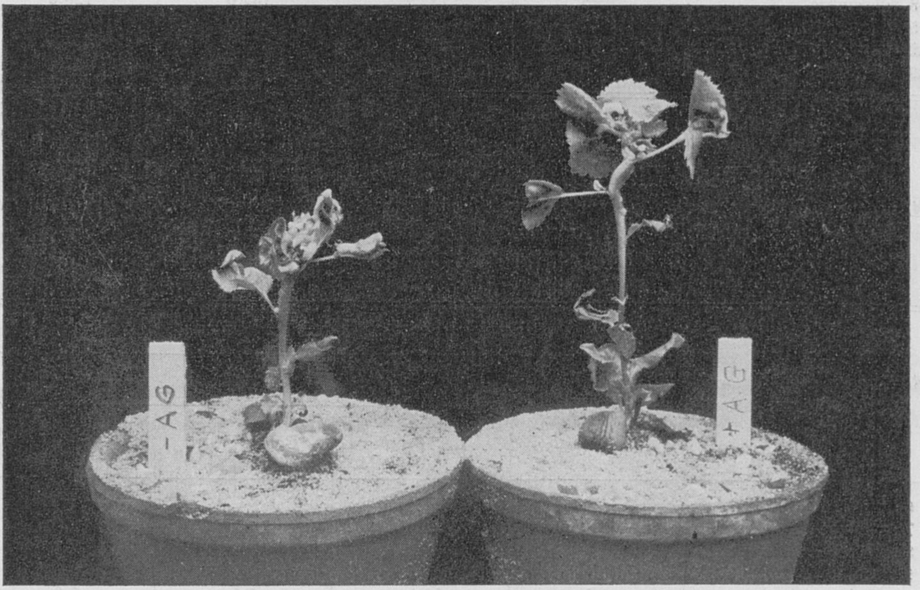


FIG. 33



FIG, 34

FIG. 33 et 34. — *Anomalies foliaires formées sur des plants témoins (— AG) et sur des plants provenant d'embryons traités par l'acide gibberellique (+ AG). On constate que l'acide gibberellique favorise l'allongement de l'épicotyle mais qu'il est sans effet sur les anomalies foliaires.*
Fig. 33 : *cerisier* ; Fig. 34 : *abricotier.*

On déduit de ces essais que l'acide gibberellique est sans effet sur le déterminisme et sur la formation des feuilles anormales qui aparaissent pendant la croissance de très jeunes plants nains physiologiques.

TABLEAU 25

Longueur moyenne de la tige de jeunes pêchers issus de fruits non traités ou traités par l'acide gibberellique au cours de leur formation (moyenne de 10 plants)
Mise en germination le 9 septembre

Date	Longueur de la tige en mm			
	Non traités	Traités		
		Le 16 juin	Le 10 juillet	Le 16 juin et le 10 juillet
13 octobre	47,5	53,6	55,5	60,0
20 octobre	52,0	55,6	58,0	63,3
27 octobre	52,7	56,8	59,3	65,6
3 novembre	56,6	62,6	62,5	67,6
10 novembre	61,1	78,7	78,0	73,2
17 novembre	68,8	105,6	102,5	86,8
24 novembre	82,7	128,1	126,0	106,1
1er décembre	91,6	137,2	140,5	116,6
8 décembre	95,5	137,2	147,0	128,3
15 décembre	97,7	138,1	155,0	150,0
22 décembre	104,4	140,6	165,5	166,6
29 décembre	116,6	151,8	177,0	193,8

TABLEAU 26

Allongement hebdomadaire de la tige de jeunes pêchers issus de fruits non traités ou traités par l'acide gibberellique au cours de leur formation (moyenne de 10 plants)
Mise en germination le 9 septembre

Nombre de semaines après la mise en germination	Allongement hebdomadaire en mm			
	Non traités	Traités		
		Le 16 juin	Le 10 juillet	Le 16 juin et le 10 juillet
6 semaines	.	.	.	.
7 semaines	5,5	2	2,5	3,3
8 semaines	0,7	1,2	1,3	2,3
9 semaines	3,9	5,8	3,2	2
10 semaines	4,5	16,1	5,5	5,6
11 semaines	7,7	26,9	24,5	13,6
12 semaines	14	23,5	23,5	19,3
13 semaines	9	9,1	14,5	10,5
14 semaines	4	0	7	11,7
15 semaines	2,2	1,1	8	21,7
16 semaines	6,7	2,5	10,5	16,6
17 semaines	12,2	11.8	11,5	27,2

B. Action sur l'allongement de l'épicotyle

a) *Traitement des fruits*

Lors de nos recherches sur l'action de l'acide gibberellique sur les anomalies foliaires par traitement des fruits au cours de l'été, nous avons effectué des mensurations de tige sur les plantes issues d'embryons mis à germer en septembre, c'est-à-dire à la maturité des fruits. Les observations eurent lieu toutes les semaines à partir de la 6ème semaine. Elles sont récapitulées dans les tableaux 25 et 26.

Cet essai montre clairement que les embryons provenant de fruits traités au mois de juillet ou à la fois en juin et en juillet donnent naissance à des plantes qui s'allongent plus rapidement que les plantes témoins (figures 35 et 36). La vigueur des embryons a donc été augmentée par le traitement. Mais cette augmentation de vigueur n'est vraiment décelable qu'à partir de la maturité du fruit, soit plusieurs semaines après le dernier traitement. On en déduit donc que l'acide gibberellique a provoqué dans l'embryon des modifications physiologiques à effet lointain.

b) *Traitement effectué avant ou pendant la germination*

Les constatations relatées ici furent faites en observant les embryons qui ont servi à mettre en évidence le rôle de l'acide gibberellique dans la vitesse de germination.

Lorsque des embryons sont traités munis des téguments de la graine, aucune action de l'acide gibberellique ne peut être décelée. La longueur de la tige de jeunes abricotiers 18 jours après la mise en germination était de 50 à 55 mm, que la graine fût traitée à 0,5 ou 50 mg/l d'acide gibberellique. Nous avons pu également vérifier ce fait avec des graines de pêcher.

Par contre, le trempage de l'embryon sans téguments dans une solution à 100 mg/l pendant 16 heures ou le contact de l'embryon avec 2 gouttes d'acide gibberellique à 100 mg/l pendant sa germination, permettent à l'acide gibberellique d'agir sur l'allongement de l'épicotyle et en particulier sur la longueur des premiers entrenœuds.

Au moment de leur transplantation, de jeunes plants de cerisier provenant d'embryons de Bigarreau Napoléon mis à germer 20 jours auparavant, présentaient 2 ou 3 feuilles. Nous avons mesuré la longueur du premier entrenœud et les résultats obtenus sont les suivants :

Témoin	3,5 mm
Trempage pendant 16 heures dans solution à 100 mg/l.	12,5 mm
Traitement à la mise sur gélose : 2 gouttes à 100 mg/l	17,5 mm
Traitement en début de germination, 9 jours plus tard : 2 gouttes à 100 mg/l	14,5 mm

Les figures 37 à 40 montrent nettement ces phénomènes ; le nombre de feuilles n'est pas modifié par le traitement.

Par contre, pour le pêcher, le traitement par 20 γ d'acide gibberellique avant la germination de l'embryon est pratiquement sans effet sur l'allongement de l'épicotyle, aux premiers stades de la germination.

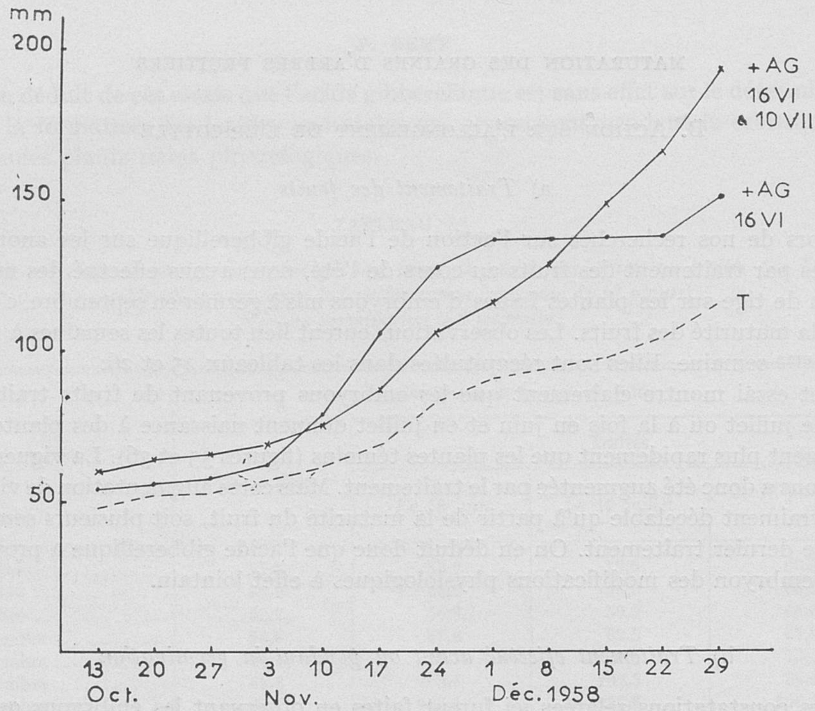


FIG. 35. — *Croissance de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 issus d'embryons prélevés dans des fruits non traités (T) et traités par l'acide gibberellique à différentes époques de leur formation : 16 juin (16 VI) et 10 juillet (10 VII).*

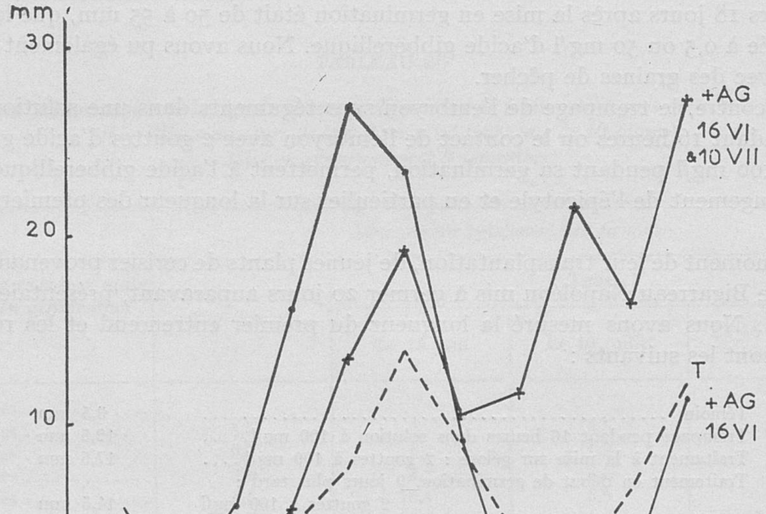


FIG. 36. — *Allongement hebdomadaire de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 issus d'embryons prélevés dans des fruits non traités (T) et traités par l'acide gibberellique à différentes époques de leur formation : 16 juin (16 VI) et 10 juillet (10 VII).*

c) *Traitement effectué après la germination*

C'est par une application d'acide gibberellique sur *Malus arnoldiana* dès les premières phases de la croissance que Miss BARTON a réussi à empêcher la formation d'une rosette de feuilles. L'acide gibberellique provoque en effet dans ces conditions l'allongement des entrenœuds.

Nous avons entrepris un essai analogue sur pêcher. Des embryons de S. 305-1, nains physiologiques, ont été mis à germer le 23 octobre 1957. Dès leur transplantation, les jeunes plants ont été traités par des pulvérisations d'acide gibberellique à 20 mg/l, effectuées 3 fois par semaine, du 15 novembre au 15 mars (fig. 41). Les plantes étaient soumises à la lumière du jour, complétée par 4 heures d'éclairement par lampe à vapeur de mercure, et maintenues en serre chaude. L'essai comprenait 8 plants : 4 témoins et 4 plants traités. La longueur de la tige fut mesurée toutes les semaines.

Une semaine après le commencement du traitement, les plantes traitées avaient déjà une tige plus longue. La différence la plus marquée fut observée 4 à 5 semaines après le début de l'essai. Alors que les plants témoins étaient en rosette, les plants traités avaient des entrenœuds normaux et continuaient à s'allonger. Dans les deux cas, nous avons dénombré 17 feuilles le 16 décembre, ce qui montre que l'acide gibberellique ne stimule pas l'activité méristématique. C'est à ce moment que furent prises les deux photographies reproduites par les figures 42 et 43.

On trouvera dans le tableau 27 les mesures concernant la longueur de la tige à chaque observations et l'allongement hebdomadaire.

TABLEAU 27

Croissance de la tige de jeunes pêchers issus d'embryons nains physiologiques et traités à partir de la transplantation par l'acide gibberellique

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
15 novembre	5	5	.	.
28 novembre	17	31	6	13
9 décembre	20	60	2	20
16 décembre	20	85	0	25
23 décembre	43	109	23	24
30 décembre	70	130	27	21
6 janvier	95	142	25	12
13 janvier	108	152	13	10
21 janvier	115	162	7	10
27 janvier	120	168	5	8
4 février	121	174	1	6
11 février	127	187	6	13
17 février	135	202	8	15
24 février	147	215	12	13
3 mars	163	238	16	23
10 mars	203	269	40	31

On constate que les plants témoins présentent deux périodes de dormance, l'une au début du mois de décembre, l'autre à la fin de janvier, alors que les plants

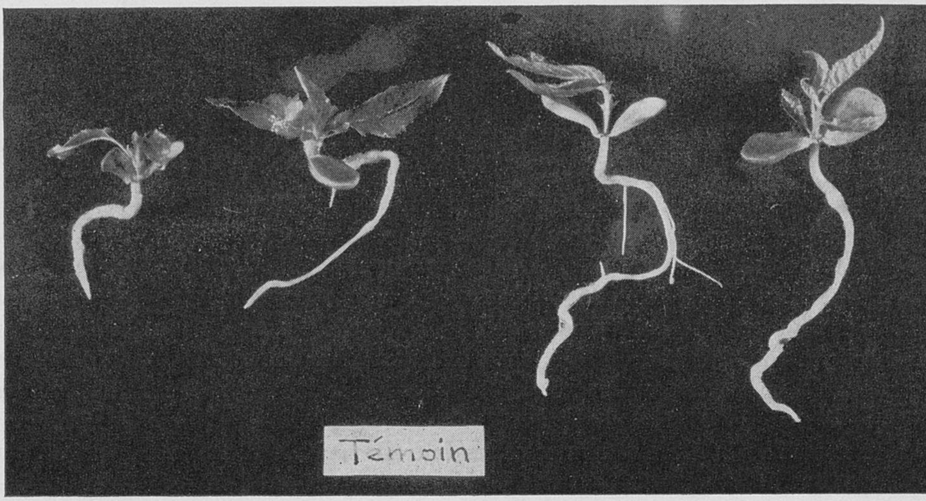


FIG. 37

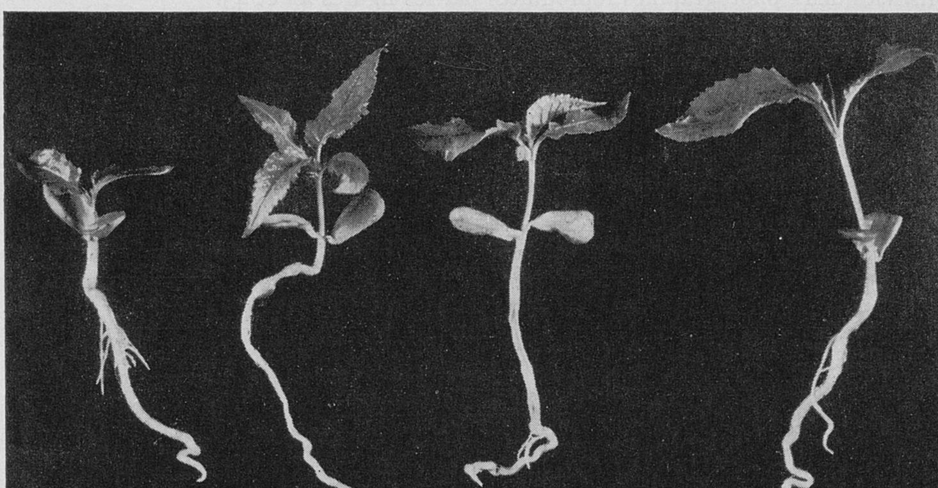


FIG. 38

FIG. 37 et 38. — *Action de l'acide gibberellique sur l'allongement de l'épicotyle de l'embryon de cerisier. Le traitement fut effectué avant ou pendant la germination des embryons (variété Bigarreau Napoléon).*
Témoin : sans apport d'AG, épicotyle de 3,5 mm.
Imbibé : trempage de l'embryon pendant 16 heures dans une solution d'AG à 100 mg/l ; épicotyle 12,5 mm.

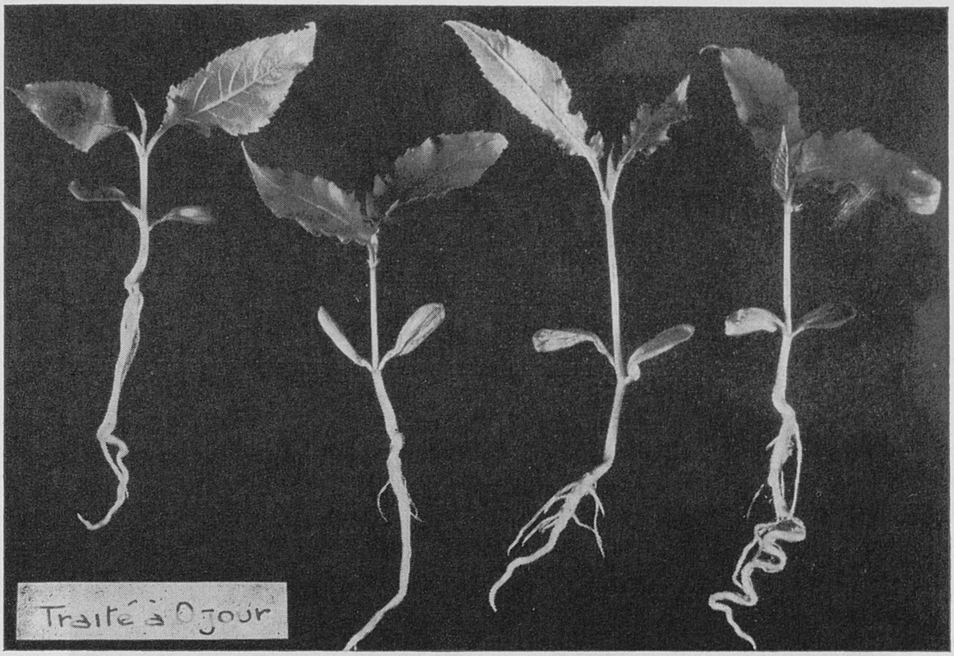


FIG. 39



FIG. 40

FIG. 39. et 40. — *Action de l'acide gibberellique sur l'allongement de l'épicotyle de l'embryon de cerisier* (suite).
Traité à 0 jours : 10 gamma d'AG déposés sur le milieu de culture avec l'embryon, lors de sa mise en germination, épicotyle de 17,5 mm.
Traité à 9 jours : 10 gamma d'AG déposés sur le milieu de culture avec l'embryon lorsque la germination a commencé (9 jours après la mise sur gélose) : épicotyle de 14,5 mm.

traités montrent un seul ralentissement de la croissance à la fin de janvier. Par la suite, la croissance reprend au printemps, pendant les mois de février, mars et avril, pour donner finalement des plantes de même longueur totale de tige (fig. 44 et 45). Les plants témoins ont donc « rattrapé » les plants traités, mais il est vraisemblable que ces derniers, du fait de leur végétation permanente, ont utilisé les substances nutritives présentes dans le compost. Aucun changement de pot n'ayant été fait au printemps, les plants traités étaient dans un compost épuisé alors que les témoins étaient dans un milieu encore riche et ont pu pousser vigoureusement. Ceci est l'explication qui nous paraît la plus plausible.

Nous avons recommencé un essai analogue au printemps, pour vérifier l'effi-

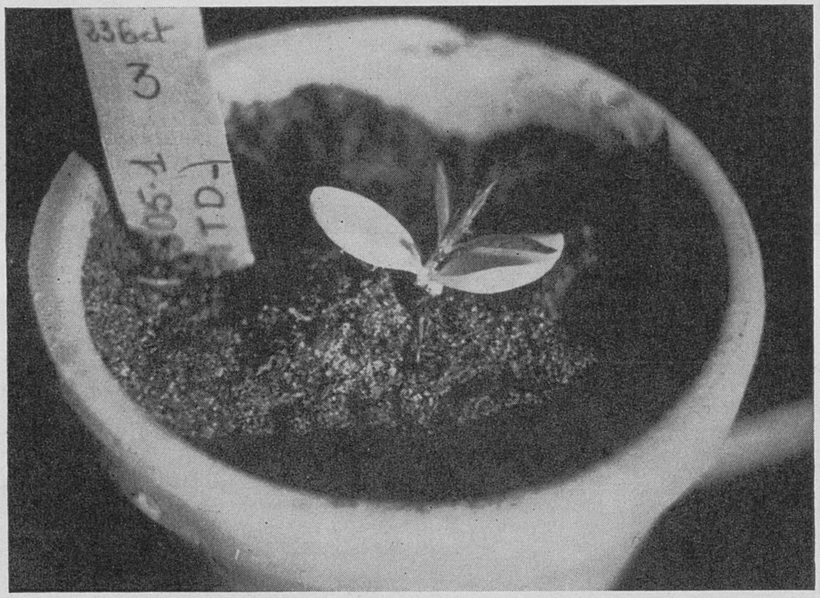


FIG. 41. — *Action de l'acide gibberellique sur le port en rosette de jeunes pêchers S. 305-1 physiologiquement nains. La première application d'AG est effectuée dès la transplantation, lorsque l'épicotyle a une longueur de 3 à 5 mm.*

cacité de l'application d'acide gibberellique pour la suppression du port en rosette dans des conditions de photopériode moyenne (durée du jour de 13 à 14 heures). Les embryons de pêcher S. 305-1 furent traités par 2 gouttes d'acide gibberellique à 100 mg/l (10 γ) dans le flacon de gélose, alors que les cotylédons venaient de s'étaler et que l'hypocotyle et l'épicotyle commençaient à s'allonger.

Un seul traitement fut effectué. Les pêchers furent ensuite plantés en pots et maintenus à la serre, sans nouvel apport d'acide gibberellique. Le tableau 28 donne les mensurations relevées pour 4 plants témoins et 5 plants traités.

Nous pouvons tirer les conclusions suivantes de cet essai : un seul apport d'acide gibberellique (10 γ par embryon) dès la germination suffit à empêcher la rosette de feuilles, que la durée du jour soit courte ou moyenne. Son action excitatrice sur l'allongement de la tige se manifeste pendant 4 à 5 semaines, après lesquelles les plants

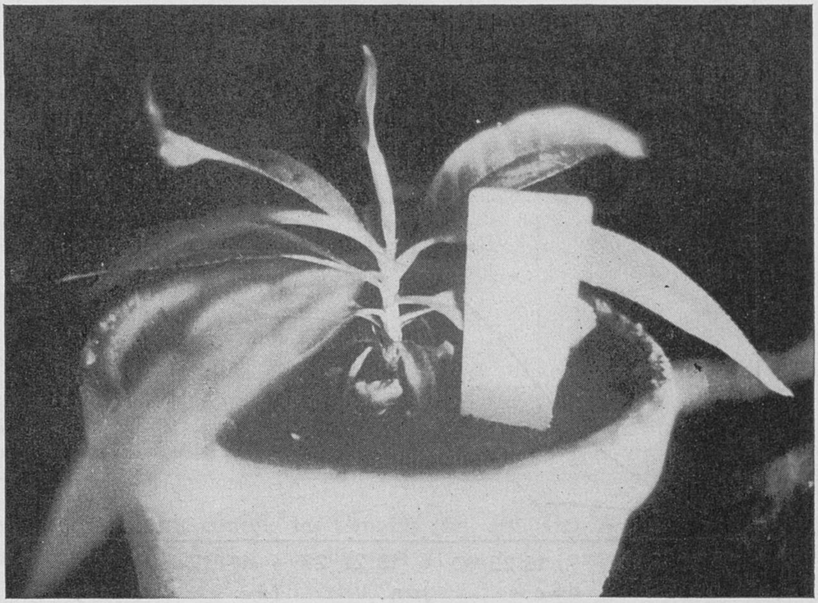


FIG. 42

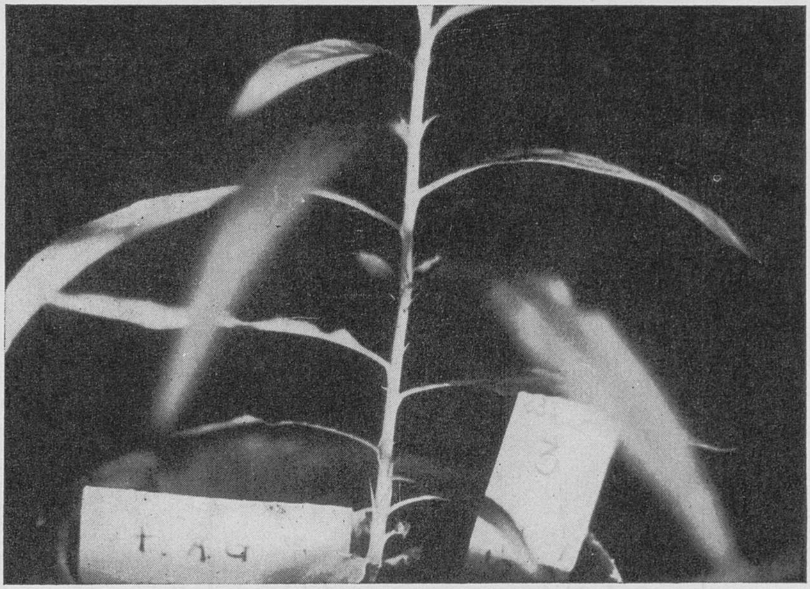


FIG. 43

FIG. 42 et 43. — *Action de l'acide gibberellique sur le port en rosette de jeunes pêchers S. 305-1 physiologiquement nains.*

Fig. 42 : *pêcher témoin, âgé de 7 semaines, présentant des entrenœuds courts.*

Fig. 43 : *pêcher traité, du même âge, chez lequel les entrenœuds se sont allongés dès la base de l'épicotyle.*

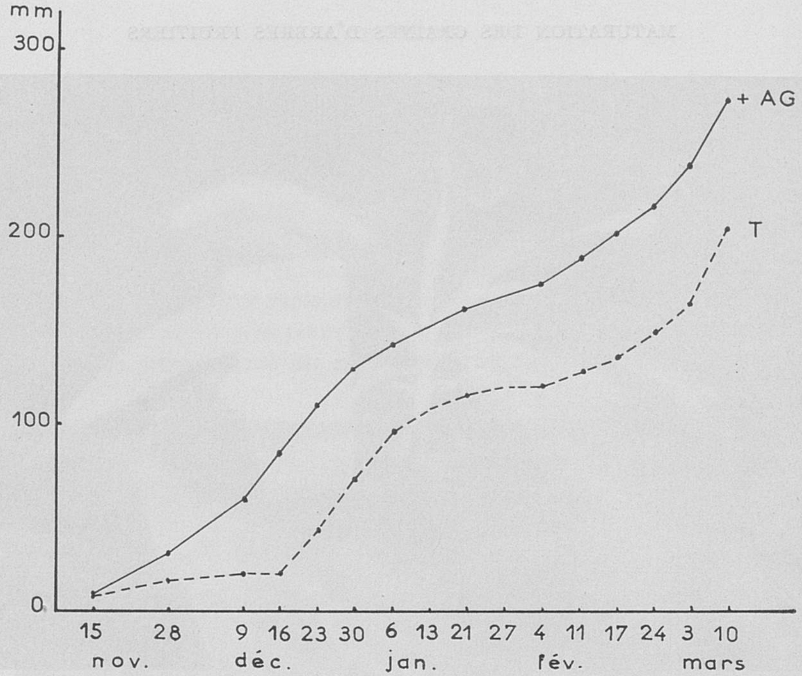


FIG. 44. — *Croissance de la tige de jeunes plants de pêcher S. 305-1 issus d'embryons nains physiologiques et ayant reçu de l'acide gibberellique peu de temps après leur germination et les semaines suivantes. Les plants T n'ont pas reçu d'acide gibberellique.*

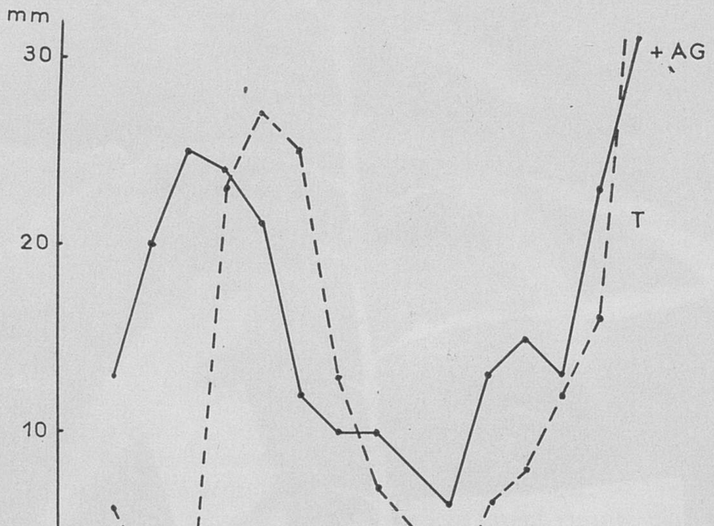


FIG. 45. — *Allongement hebdomadaire de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 issus d'embryons nains physiologiques et ayant reçu de l'acide gibberellique peu de temps après leur germination et les semaines suivantes. Les plants T n'ont pas reçu d'acide gibberellique.*

TABLEAU 28

Croissance de la tige de jeunes pêchers issus d'embryons nains physiologiques ayant reçu de l'acide gibberellique au moment de leur germination (8 avril)

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
8 avril	0	0	.	.
29 avril	21	40	7	13
5 mai	26	54	5	14
14 mai	50	92	19	29
19 mai	59	102	12	14
27 mai	89	122	28	19
2 juin	95	128	8	8
9 juin	106	141	11	13
17 juin	142	176	36	35
23 juin	165	203	23	28
30 juin	191	233	26	30

traités se comportent comme les témoins (fig. 46). Une dormance s'est établie en août seulement, soit après 4 mois de végétation, pour l'ensemble des plants.

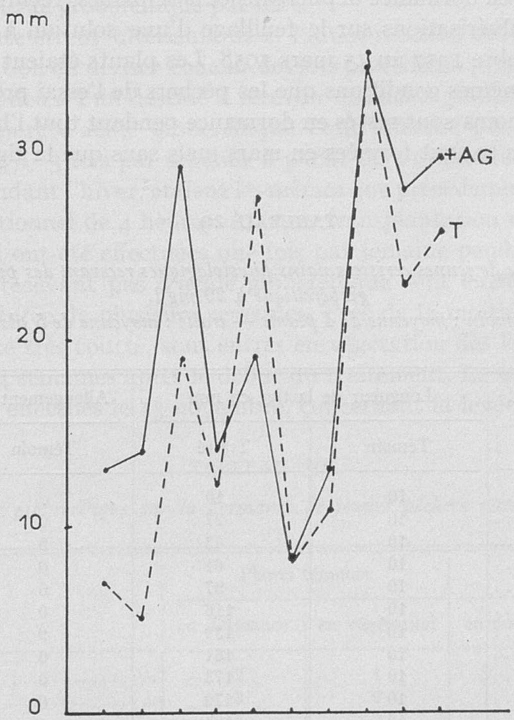


FIG. 46. — *Allongement hebdomadaire de jeunes plants de pêcher S. 305-1, issus d'embryons nains physiologiques, non traités ou traités par l'acide gibberellique dès la germination. Cet essai fut réalisé dans des conditions de jour long (13 à 14 heures).*

Ainsi, on peut affirmer que l'application d'acide gibberellique sur de jeunes pêchers nains physiologiques dès les premières phases de la croissance provoque un allongement des entrenœuds tel que la rosette de feuilles n'apparaît pas. L'effet est aussi marqué en jour court qu'en jour moyen.

C. Action sur les phénomènes de dormance

Pour étudier cette propriété de l'acide gibberellique, on peut soit l'appliquer au moment où les plants nains vont entrer en dormance pour essayer d'empêcher ce phénomène, soit l'apporter sur des plantes manifestement en dormance pour essayer de lever celle-ci en provoquant une reprise de la végétation. Nous avons obtenu des résultats positifs dans la plupart des essais entrepris, mais une certaine hétérogénéité dans la réaction des plantes a reflété le comportement physiologique particulier de chaque individu.

a) *Travaux effectués sur le cerisier*

Des plants nains physiologiques de cerisier, présentant une rosette typique de quelques feuilles et en dormance depuis plusieurs semaines, reçurent de l'acide gibberellique par des pulvérisations sur le feuillage d'une solution à 20 mg/l, 3 fois par semaine, du 21 octobre 1957 au 15 mars 1958. Les plants étaient maintenus en serre chauffée, dans les mêmes conditions que les pêchers de l'essai précédent.

Les plants témoins sont restés en dormance pendant tout l'hiver et tout le printemps, deux feuilles se sont formées en mars mais sans que la tige s'allonge.

TABLEAU 29

Croissance de la tige de jeunes cerisiers nains physiologiques recevant des pulvérisations d'acide gibbérellique à 20 mg/l.
(*Témoin : moyenne de 4 plants — traité : moyenne de 5 plants*)

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
10 décembre	10	10	.	.
30 décembre	10	27	0	6
6 janvier	10	43	0	16
13 janvier	10	61	0	18
22 janvier	10	97	0	36
27 janvier	10	116	0	19
4 février	10	139	9	23
11 février	10	161	0	22
17 février	10	173	0	12
24 février	10	179	0	6
3 mars	10	191	0	12
10 mars	10	200	0	9
17 mars	10	218	0	18
24 mars	10	222	0	4
31 mars	10	225	0	3

Les plants traités se sont mis en végétation pendant le mois de décembre, soit 5 à 6 semaines après le début du traitement par l'acide gibberellique, et ils ont poussé jusqu'au milieu du mois de mars, époque à laquelle une dormance s'est établie malgré les apports d'acide gibberellique. La tige formée est d'aspect normal, sans rosette de feuilles.

Le tableau 29 rassemble les observations concernant la longueur de la tige de ces cerisiers.

La levée de la dormance par l'acide gibberellique est ainsi nettement mise en évidence en janvier et février (fig. 47 et 48).

b) *Travaux effectués sur le pêcher.*

Premier essai.

Nous avons effectué cet essai sur de jeunes pêchers, âgés de 6 semaines, présentant la rosette caractéristique et sur le point d'entrer en dormance. Ces pêchers provenaient de graines qui avaient été trempées dans une solution d'acide gibberellique alors qu'elles étaient encore pourvues de leurs téguments. Un tel traitement n'avait eu aucun effet sur la germination des embryons et, au bout de 6 semaines, le comportement de l'ensemble des plants était rigoureusement le même. Nous avions ainsi des pêchers provenant de graines ayant trempé dans des solutions contenant 0 (témoin), 1, 5, 10 et 50 mg d'acide gibberellique par litre.

Pour éviter toute erreur ultérieure dans l'interprétation des observations, nous avons pris la précaution de diviser chacun des lots précédents (que nous appelons lots AG 0, AG 1, etc.) en deux, l'un destiné à recevoir de l'acide gibberellique, l'autre n'en recevant pas. L'apport d'acide gibberellique était effectué par des pulvérisations de solution à 20 mg/l, 3 fois par semaine à partir du 21 octobre. Les conditions de milieu extérieur, pendant l'hiver, étaient les mêmes que précédemment : serre chauffée et éclairement additionnel de 4 heures. Aucune transplantation n'a eu lieu pendant les observations qui ont été effectuées une fois par semaine pendant tout l'hiver.

Les plants ne recevant pas d'acide gibberellique sont entrés en dormance fin octobre, pour une durée de plusieurs semaines. Près de la moitié des plants traités, après une dormance très courte, sont entrés en végétation dès le milieu du mois de novembre, soit 3 à 4 semaines après le début du traitement. Le tableau 30 rassemble les dénombrements effectués le 13 novembre, concernant la levée de la dormance.

TABLEAU 30

Action de l'acide gibberellique sur la dormance de jeunes pêchers nains physiologiques

Lot	Plants témoins		Plants traités	
	en dormance	en végétation	en dormance	en végétation
AG 0	7	1	5	2
AG 1	3	0	2	1
AG 5	4	0	2	1
AG 10	3	0	1	1
AG 50	4	0	0	4
	21	1	10	9

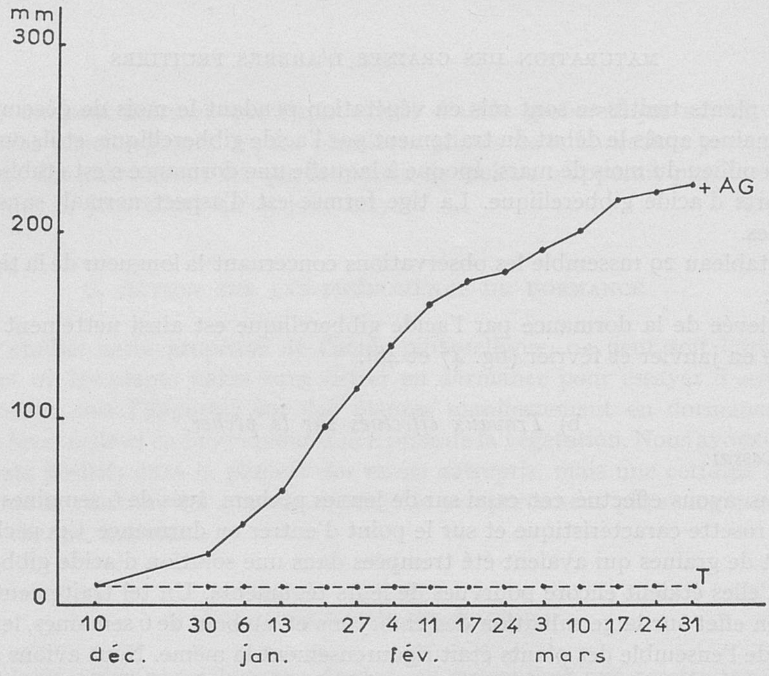


FIG. 47. — *Croissance de la tige de jeunes plants de cerisier issus d'embryons nains physiologiques. L'acide gibberellique fut appliqué alors que les plants présentaient la rosette de feuilles et étaient en dormance.*

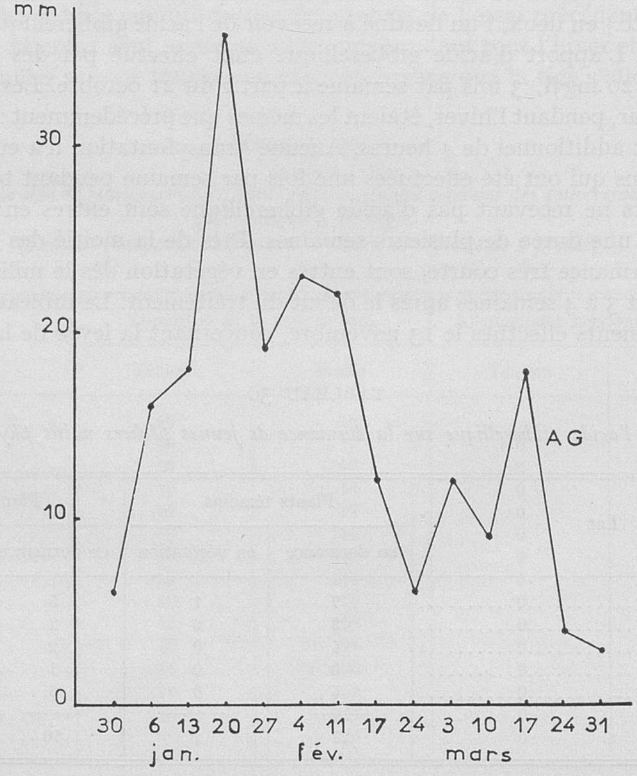


FIG. 48. — *Allongement hebdomadaire de la tige de jeunes plants de cerisier, issus d'embryons nains physiologiques et ayant reçu de l'acide gibberellique alors qu'ils étaient en dormance.*

Le fait important à constater est la réaction homogène des 4 plants traités du lot AG 50 qui entrent en végétation simultanément.

Le 6 janvier, on dénombrait 5 plants en début de végétation sur les 22 plants témoins et 15 en végétation sur les 19 plants traités.

La dormance de nombreux plants étant levée, nous avons alors pu mesurer la longueur de leur tige et calculer des moyennes, sans tenir compte de l'hétérogénéité de comportement de chacun des lots. Au début de l'essai, le 15 novembre, les pêchers avaient une tige de 30 à 45 mm. Les longueurs de la tige, mesurées périodiquement, sont mentionnées dans les tableaux 31 (plants témoins) et 32 (plants traités).

TABLEAU 31

Longueur en mm de la tige de jeunes pêchers nains physiologiques issus de graines trempées dans diverses concentrations d'acide gibberellique

Date	Lot					Moyenne des 21 plants
	AG 0 7 plants	AG 1 3 plants	AG 5 4 plants	AG 10 3 plants	AG 50 4 plants	
28 novembre	46	45	40	35	30	40
10 décembre	46	45	40	35	30	40
16 décembre	46	45	40	35	30	40
23 décembre	47	47	44	42	30	42,5
30 décembre	47	53	54	57	30	47
6 janvier..........	50	60	59	70	30	52
13 janvier..........	51	60	59	70	30	53
27 janvier..........	53	70	59	97	30	58
4 février	55	85	59	108	32	63
11 février	64	105	65	115	45	74
17 février	78	147	102	123	95	102
24 février	96	217	169	148	150	145
3 mars	165	278	238	187	202	205
10 mars	220	322	300	232	259	258
17 mars	260	357	334	278	300	298
31 mars	314	388	352	323	326	336

Nous constatons, d'après ces divers nombres, que les pêchers témoins restent en dormance jusqu'à la fin du mois de janvier, puis qu'ils entrent en végétation en février et mars ; un arrêt de végétation et une transplantation dans des pots plus grands arrêtent l'essai au milieu du mois de mars. On constate à cette date que les divers lots ne présentent pas plus de différences entre eux qu'à la germination.

Les pêchers traités entrent en végétation entre le 15 novembre et le 15 décembre suivant les lots (fig. 49 à 51). Leur croissance se ralentit légèrement en janvier puis reprend vigoureusement fin janvier, en même temps que celle des plants témoins, pour ralentir et s'arrêter courant mars (fig. 52). Les tiges formées à partir de la rosette ont des entre-nœuds de longueur normale. L'essai fut abandonné à la fin de mars, une transplantation de l'ensemble des plants étant nécessaire. La végétation vigoureuse constatée en février est sans doute en relation avec l'allongement de la durée du jour.

Les pêchers du lot 50, traités par l'acide gibberellique, et qui commencent leur végétation les premiers, semblent épuisés car ils entrent en dormance pendant 2 se-

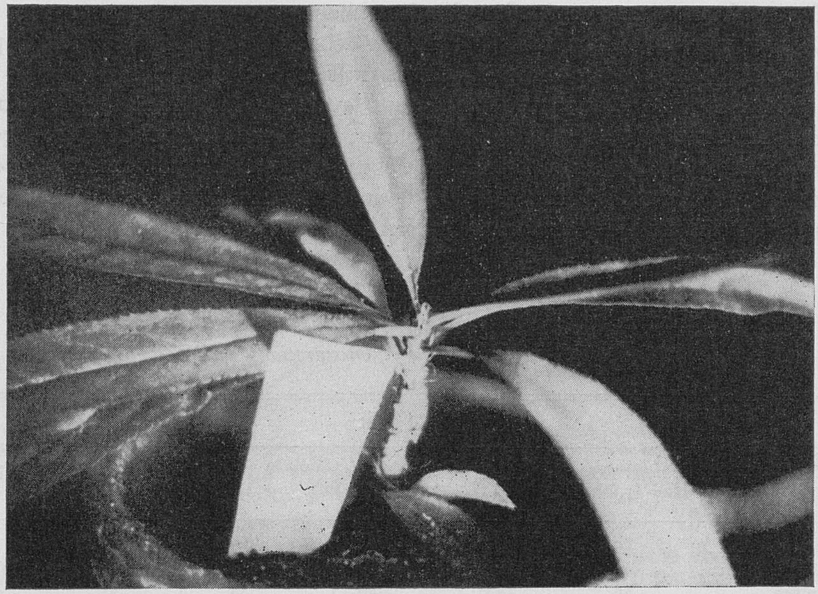


Fig. 49



Fig. 50

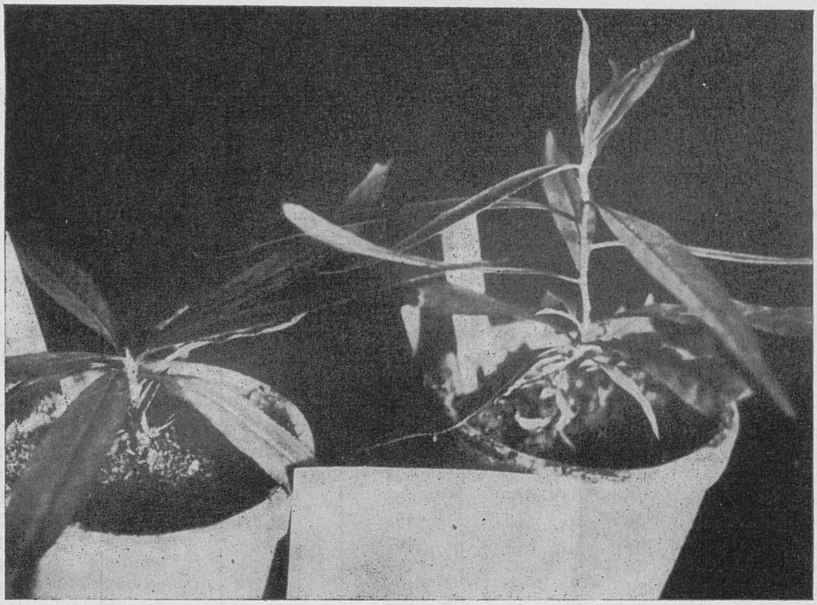


FIG. 51

FIG. 49 à 51. — *Action de l'acide gibberellique sur le port en rosette de pêchers physiologiquement nains, le traitement débutant lors de la mise en dormance de ces plants, 6 semaines après leur germination, alors qu'ils présentent la rosette de feuilles caractéristique.*

Les plants non traités entrent en dormance pour plusieurs semaines (fig. 49).

Les plants traités entrent en végétation : on discerne sur la figure 50 la rosette de feuilles d'où part un rameau à entrenœuds normaux. La figure 51 montre côte à côte un plant témoin à gauche et un traité à droite, 6 semaines après le début du traitement.

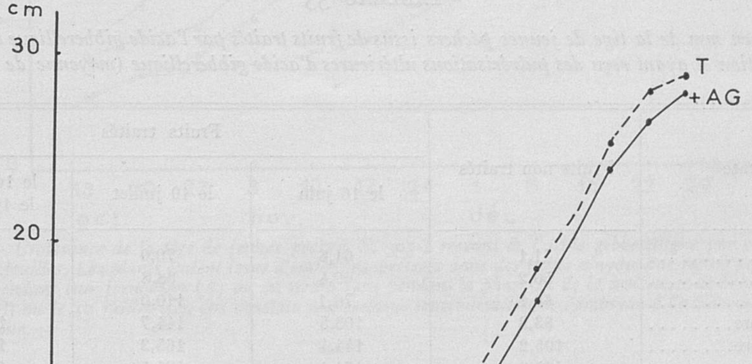


FIG. 52 — *Croissance de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 issus d'embryons nains physiologiques, certains d'entre eux (AG) ayant reçu de l'acide gibberellique alors qu'ils étaient en dormance.*

maines en janvier, puis semblent souffrir pendant la grande croissance de février-mars.

TABLEAU 32

Longueur en mm de la tige de jeunes pêchers nains physiologiques issus de graines trempées dans diverses concentrations d'acide gibberellique et ayant reçu des pulvérisations ultérieures d'acide gibberellique.

Date	Lot					Moyenne des 17 plants
	AG 0 5 plants	AG 1 3 plants	AG 5 3 plants	AG 10 2 plants	AG 50 4 plants	
28 novembre	44	25	47	37	57	43
10 décembre......	44	28	60	55	68	51
16 décembre......	44	35	78	65	73	58
23 décembre......	50	48	98	75	80	68
30 décembre	58	60	103	85	82	75
6 janvier........	66	63	107	97	85	81
13 janvier	74	63	107	105	85	84
27 janvier	94	67	107	130	90	95
4 février........	116	76	107	140	99	105
11 février	150	108	107	160	133	132
17 février	186	170	120	167	165	163
24 février	214	220	138	180	202	194
3 mars.........	256	260	166	215	240	232
10 mars........	281	293	200	242	265	260
17 mars........	289	298	233	257	280	275

TABLEAU 33

Longueur en mm de la tige de jeunes pêchers issus de fruits traités par l'acide gibberellique au cours de leur formation et ayant reçu des pulvérisations ultérieures d'acide gibberellique (*moyenne de 10 plants*)

Date	Fruits non traités	Fruits traités		
		le 16 juin	le 10 juillet	le 16 juin et le 10 juillet
13 octobre..........	41,1	61,6	70,0	68,1
20 octobre..........	50,2	69,4	88,8	75,0
27 octobre..........	61,1	76,1	110,0	86,6
3 novembre........	83,8	103,5	144,7	108,7
10 novembre........	105,2	144,4	165,3	136,0
17 novembre........	135,0	171,1	184,4	156,8
24 novembre........	171,6	212,2	216,6	170,0
1er décembre	188,3	226,6	241,6	179,3
8 décembre	201,1	240,5	257,7	184,3
15 décembre	205,5	245,5	273,3	193,3
22 décembre	230,5	271,6	295,0	214,4
29 décembre	273,8	294,4	322,2	247,2

La conclusion de l'essai est que l'acide gibberellique peut lever la dormance qui vient de s'établir sur de jeunes pêchers nains physiologiques ; mais chaque pêcher réagit plus ou moins vite dans les conditions de notre essai (pulvérisations à 20 mg /l).

Le fait que les pêchers du lot 50 aient réagi plus rapidement semble indiquer

que ces plants avaient été rendus sensibles à l'acide gibberellique par un premier traitement. Nous avons tenté, en 1958, de vérifier notre hypothèse d'une sensibilisation des plantes à l'acide gibberellique. Pour cela, nous avons utilisé les plants issus de graines prélevées dans des fruits traités pendant leur formation en juin et juillet (voir p. 92).

Ces plants ont reçu des pulvérisations d'acide gibberellique à 50 mg/l une fois par semaine du 13 octobre au 29 décembre. Le tableau 33 montre la croissance de ces plants.

Ces nombres sont à comparer à ceux du tableau 25 donnant la longueur en mm de

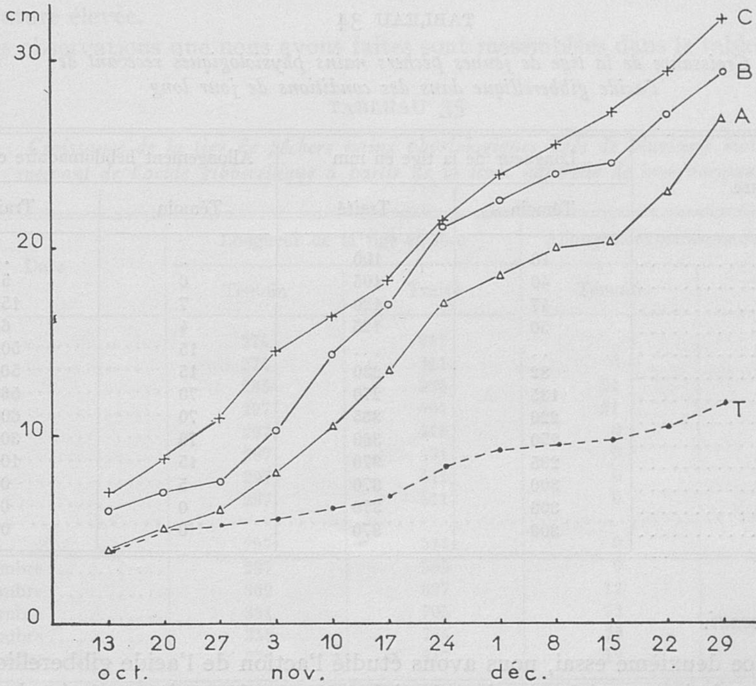


FIG. 53. — *Croissance de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 reevant de l'acide gibberellique par pulvérisation sur les feuilles. Les plants étaient issus d'embryons prélevés dans des fruits n'ayant pas reçu d'acide gibberellique pendant leur formation (A) ou en ayant reçu pendant la phase II de la croissance de l'embryon, le 16 juin (B) ou le 10 juillet (C). On constate une certaine sensibilisation de l'embryon à l'action de l'acide gibberellique*

pêchers semblables n'ayant pas reçu de pulvérisations d'acide gibberellique après leur germination.

On constate que l'ensemble des plants traités après la germination s'allongent beaucoup plus rapidement. De plus, il ressort du tableau 33 que les plants provenant de fruits traités le 10 juillet réagissent plus intensément à l'apport d'acide gibberellique que des plants provenant de fruits non traités ou traités le 16 juin (fig. 53). Ce fait semble confirmer notre hypothèse d'une sensibilisation à l'acide gibberellique.

Par contre, alors que des plants issus de fruits traités à la fois en juin et en juillet manifestent la plus grande croissance quand ils ne reçoivent pas d'acide gibberellique par la suite, ils manifestent la plus faible croissance quand on les traite régulièrement

par l'acide gibberellique après leur germination. Cette observation semble démontrer un certain ralentissement de la croissance imputable à un excès d'acide gibberellique, comme si l'on avait dépassé la quantité optimale. Nous avons déjà observé un phénomène semblable dans le comportement de pêchers provenant de graines ayant trempé dans une solution de concentration élevée.

On a constaté encore une fois que les plants traités avaient une croissance plus rapide au début de l'essai. Puis celle-ci se ralentit, faisant place, au milieu de juin, à une dormance qui s'est établie sur tous les plants, même sur ceux qui continuaient à recevoir de l'acide gibberellique, comme le montre le tableau 34.

TABLEAU 34

Croissance de la tige de jeunes pêchers nains physiologiques recevant de l'acide gibberellique dans des conditions de jour long

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
9 avril	40	100	.	.
16 avril	40	105	0	5
23 avril	47	120	7	15
29 avril	50	125	4	6
7 mai	..	...	15	50
14 mai	82	230	15	50
19 mai	135	270	70	56
27 mai	220	335	70	60
2 juin	270	360	70	30
9 juin	295	370	15	10
17 juin	300	370	5	0
23 juin	300	370	0	0
1er juillet	300	370	0	0

Deuxième essai.

Dans ce deuxième essai, nous avons étudié l'action de l'acide gibberellique sur la dormance de jeunes pêchers nains physiologiques en les traitant dès la plantation en pot par des pulvérisations hebdomadaires de solution à 50 mg/l. Cet essai diffère des précédents par les conditions de photopériode : les embryons furent mis à germer en mars et les traitements eurent lieu d'avril à juillet, à une saison où l'éclairement naturel est supérieur à 12 heures par jour.

Les observations ne portèrent que sur deux plants traités et deux plants témoins.

La première observation eut lieu le 9 avril, soit 2 semaines après le début de l'essai, ce qui explique la différence entre sujets témoins et traités.

La période de végétation active débute fin avril pour les plants traités, c'est-à-dire deux semaines avant celle des plants témoins ; en outre, elle s'arrête une semaine plus tôt.

Il ressort de cet essai que l'acide gibberellique tend davantage à favoriser la levée de la dormance qu'à la provoquer. De plus, l'apport d'acide gibberellique à 50 mg/l n'empêche absolument pas les pêchers traités d'entrer en dormance au milieu du mois de juin.

Troisième essai.

Cet essai concerne la végétation et la dormance de pêchers nains physiologiques âgés de plusieurs mois et en dormance depuis 6 semaines. Ces plants avaient tendance à entrer à nouveau en végétation. Ils avaient conservé les feuilles de leur phase précédente de croissance.

Nous avons choisi 8 sujets, de développement très voisin et présentant le même état de débourrement. 4 de ces pêchers furent pris comme témoins ; les 4 autres reçurent 2 fois par semaine d'abord, puis une fois par semaine, des pulvérisations d'acide gibberellique à 50 mg/l sur le feuillage. L'essai, commencé le 15 mai, fut poursuivi jusqu'au 1er octobre et effectué dans des conditions de grande photopériode et de température élevée.

Les observations que nous avons faites sont rassemblées dans le tableau 35.

TABLEAU 35

Croissance de la tige de pêchers nains physiologiques âgés de plusieurs mois recevant de l'acide gibberellique à partir de la levée naturelle de leur dormance

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
8 mai	274	311	.	.
15 mai	274	311	0	0
19 mai	285	338	21	47
27 mai	297	401	11	56
2 juin	297	448	0	54
9 juin	297	491	0	43
17 juin	297	511	0	17
23 juin	297	511	0	0
...	...	...	...	...
24 août	297	511	0	0
1er septembre	297	555	0	35
8 septembre	309	637	12	82
15 septembre	331	705	22	68
22 septembre	354	774	23	69
28 septembre	370	817	19	50

Dans cet essai, l'acide gibberellique appliqué au moment où la dormance est levée naturellement a plusieurs effets : il augmente immédiatement le rythme de croissance de la tige ; il permet une végétation pendant plusieurs semaines alors que les plants témoins sont en croissance pendant 2 semaines seulement ; il n'empêche finalement pas une dormance de s'établir au milieu du mois de juin, mais cette dormance est levée à la fin d'août, permettant ainsi une nouvelle période de croissance chez les plants traités. Les plants témoins, après 3 mois de dormance, entrent en végétation au début de septembre, mais leur croissance reste plus lente que celle des plants traités (fig. 54 et 55).

Quatrième essai.

Nous avons complété l'essai précédent en choisissant au mois de juillet 6 pêchers S. 305-1, nains physiologiques, âgés de 9 mois et en dormance totale depuis fin mai.

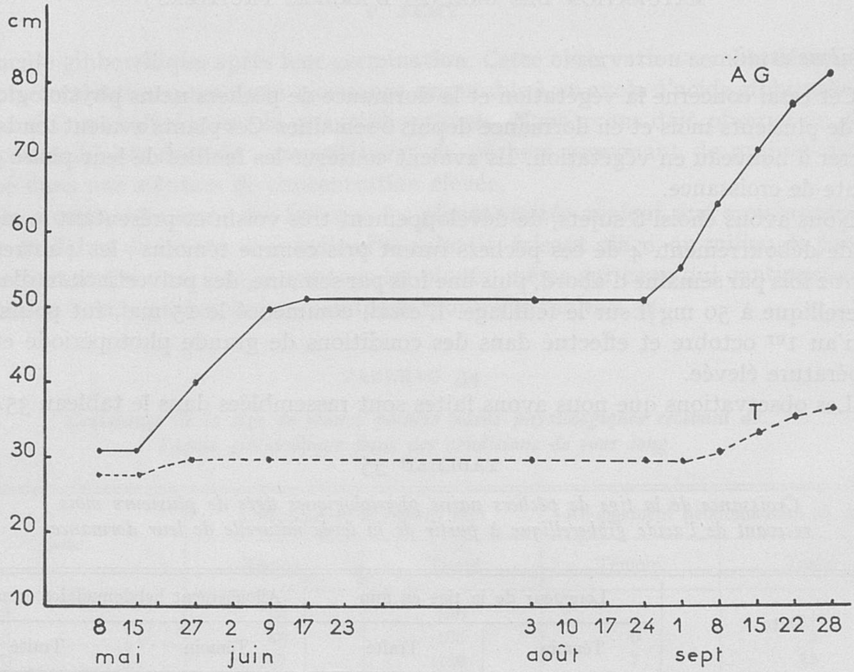


FIG 54. — *Croissance de la tige de pêchers S. 305-1 nains physiologiques en dormance, placés en condition de jour long et recevant de l'acide gibberellique (AG).*

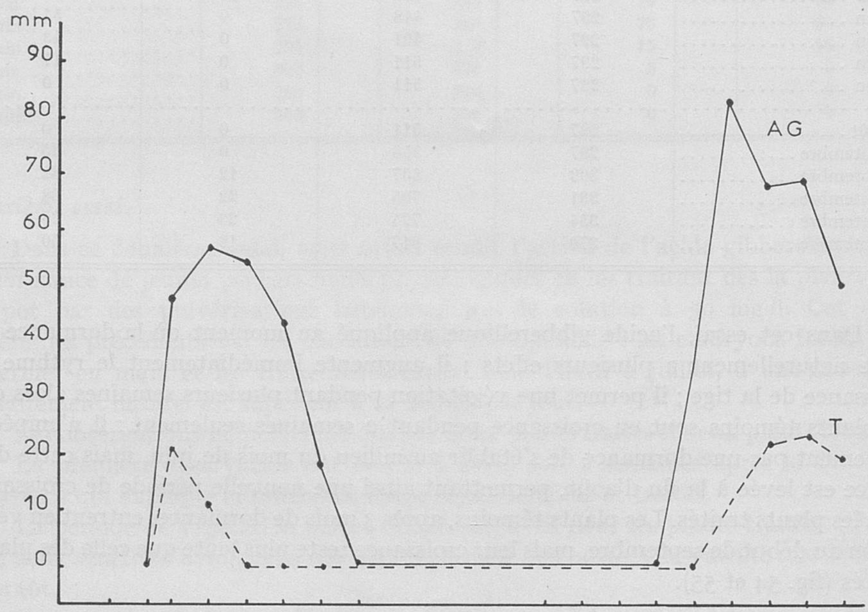


FIG. 55 — *Allongement hebdomadaire de la tige de pêchers S. 305-1 nains physiologiques en dormance, placés en condition de jour long et recevant de l'acide gibberellique (AG).*

Trois furent utilisés comme témoins et trois reçurent, à partir du 3 juillet 1958, des pulvérisations d'acide gibberellique à 50 mg/l une fois par semaine.

TABLEAU 36

Croissance de la tige de pêchers nains physiologiques âgés de plusieurs mois recevant de l'acide gibberellique au cours de leur dormance

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
2 juin	397	350	.	.
15 juillet	397	350	0	0
21 juillet	397	370	0	23
28 juillet	397	395	0	25
4 août	397	..	0	45
11 août	397	485	0	45
18 août	397	507	0	22
24 août	397	527	0	23
1erseptembre	397	548	0	21

Alors que les plants témoins restaient en dormance pendant tout l'été, on a constaté la levée de la dormance dès le 15 juillet pour deux plants traités (soit 12 jours après le début du traitement) et le 11 août pour le troisième.

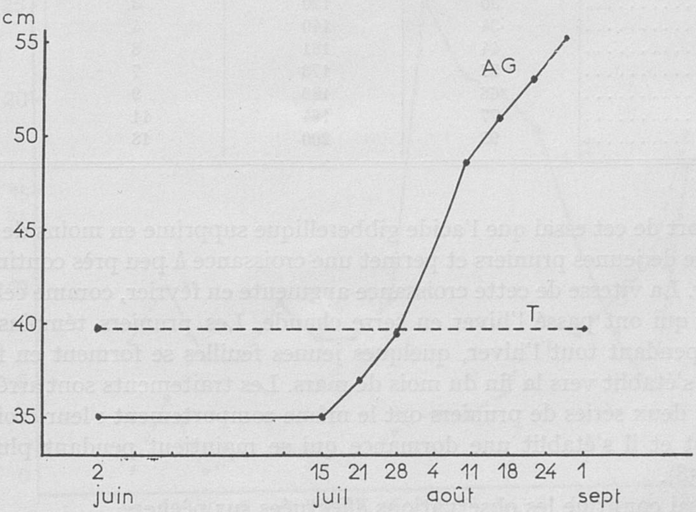


FIG. 56. — *Croissance de la tige de pêchers S. 305-1 nains physiologiques âgés de plusieurs mois et recevant de l'acide gibberellique au cours de leur dormance.*

Ce dernier essai montre que l'acide gibberellique est réellement capable de lever la dormance de pêchers nains physiologiques en l'espace d'une dizaine de jours et de maintenir une végétation pendant plusieurs semaines (fig. 56).

Travaux effectués sur le prunier Reine-Claude

Nous avons traité par l'acide gibberellique des pruniers âgés de 3 mois, n'ayant pas subi de post-maturation, présentant une rosette de feuilles et en dormance. L'essai débuta le 2 décembre 1957 et les pulvérisations d'acide gibberellique à 20 mg/l furent effectuées 2 fois par semaine jusqu'au printemps 1958. Nous avons utilisé 9 plants témoins et 7 plants traités. Nos observations sont consignées dans le tableau 37.

TABLEAU 37

Croissance de la tige de pruniers Reine-Claude nains physiologiques recevant de l'acide gibberellique au cours de leur dormance

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
10 décembre	15	18	.	.
16 décembre	15	23	0	7
23 décembre	19	33	4	10
30 décembre	19	39	0	6
6 janvier	20	45	1	6
13 janvier	21	54	1	9
22 janvier	22	63	1	7
27 janvier	22	68	0	7
4 février	24	78	2	9
11 février	27	103	3	25
17 février	30	120	3	21
24 février	34	140	4	20
3 mars	44	161	8	18
10 mars	57	173	7	12
17 mars	66	180	9	7
24 mars	77	184	11	4
31 mars	95	200	18	16

Il ressort de cet essai que l'acide gibberellique supprime en moins de 2 semaines la dormance de jeunes pruniers et permet une croissance à peu près continue pendant tout l'hiver. La vitesse de cette croissance augmente en février, comme celle de toutes les plantes qui ont passé l'hiver en serre chaude. Les pruniers témoins restent en dormance pendant tout l'hiver, quelques jeunes feuilles se forment en février et la végétation s'établit vers la fin du mois de mars. Les traitements sont arrêtés à ce moment et les deux séries de pruniers ont le même comportement : leur croissance s'arrête bientôt et il s'établit une dormance qui se maintient pendant plusieurs mois (fig. 57 et 58).

Cet essai confirme les observations effectuées sur pêcher.

Travaux effectués sur Prunus humilis

Des embryons de *Prunus humilis*, mis à germer sur gélose, ont donné naissance à des jeunes plants qui ont rapidement pris le port en rosette et sont entrés en dormance. Des pulvérisations d'acide gibberellique à 50 mg/l effectuées une fois par

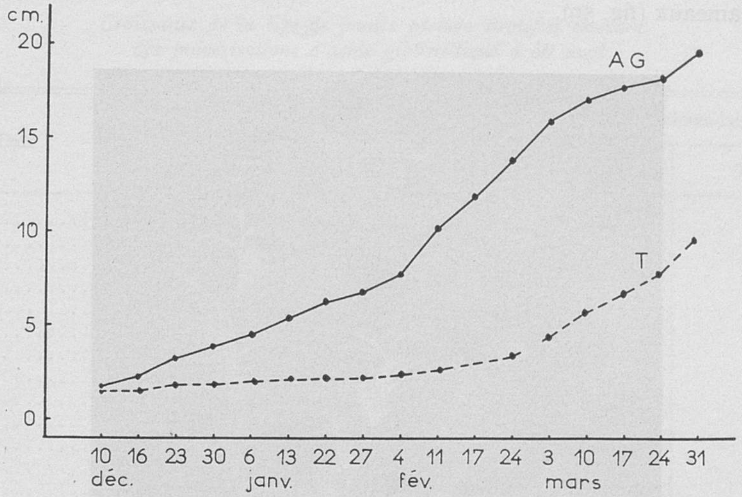


FIG. 57. — *Croissance de la tige de pruniers Reine-Claude nains physiologiques recevant de l'acide gibberellique au cours de leur dormance.*

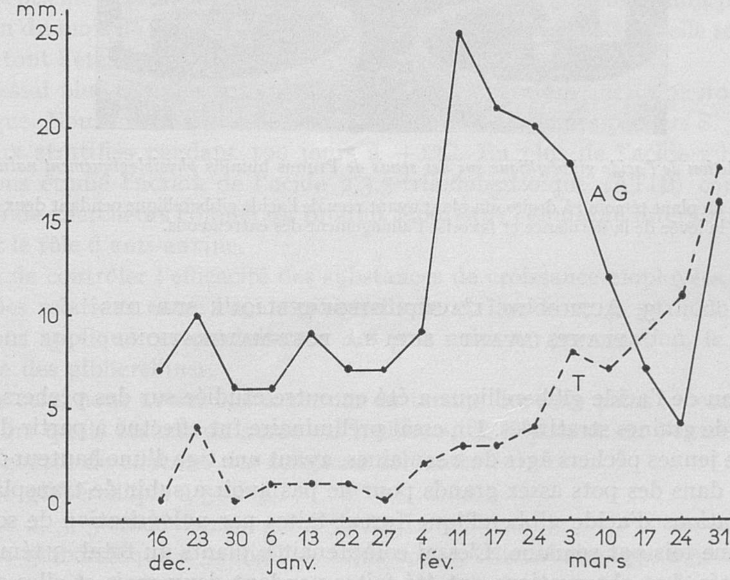


FIG. 58. — *Allongement hebdomadaire de la tige de pruniers Reine-Claude recevant de l'acide gibberellique au cours de leur dormance.*

semaine ont permis d'obtenir rapidement la levée de la dormance et le départ d'un ou deux rameaux (fig. 59).



FIG. 59. — *Action de l'acide gibbérellique sur des semis de* Prunus humilis *physiologiquement nains et en dormance.*
A gauche, un plant témoin ; à droite, un plant ayant reçu de l'acide gibberellique pendant deux mois. AG a provoqué la levée de la dormance et favorisé l'allongement des entrenœuds.

3. ACTION DE L'ACIDE GIBBERELLIQUE SUR DES PLANTS AYANT SUBI LA POST-MATURATION

L'action de l'acide gibberellique a été en outre étudiée sur des pêchers S. 305-1 provenant de graines stratifiées. Un essai préliminaire fut effectué à partir du 2 mars 1958 sur de jeunes pêchers âgés de 2 semaines, ayant une tige d'une hauteur de 90 mm et cultivés dans des pots assez grands pour ne pas avoir à subir de transplantation. Les applications d'acide gibberellique furent faites par pulvérisation de solution à 50 mg/l, une fois par semaine. L'essai comprenait 6 plants au total, 3 témoins et 3 plants traités. Les observations ont été faites pendant deux mois et elles sont rassemblées dans le tableau 38.

Il ressort de cet essai que l'acide gibberellique n'a pratiquement pas d'effet sur la croissance des pêchers stratifiés. Aucune différence n'est visible et le nombre de feuilles formées est le même. En étudiant de près l'allongement hebdomadaire, on peut remarquer que l'acide gibberellique ralentit légèrement ce dernier pendant les 4

TABLEAU 38

Croissance de la tige de jeunes pêchers stratifiés recevant des pulvérisations d'acide gibberellique à 50 mg/l

Date	Longueur de la tige en mm		Allongement hebdomadaire en mm	
	Témoin	Traité	Témoin	Traité
3 mars	95	88	.	.
10 mars	132	125	37	37
17 mars	200	182	68	57
24 mars	268	233	68	51
31 mars	348	295	80	62
9 avril	422	370	57	58
16 avril	465	413	43	43
23 avril	520	482	55	69
29 avril	566	547	46	65
5 mai	626	610	60	67
14 mai	690	685	64	75
19 mai	702	703	12	18
27 mai	720	723	18	20
2 juin	720	728	0	5
9 juin	720	728	0	0

premières semaines du traitement. Il permet ensuite une croissance plus grande entre la septième et la douzième semaine (avril-mai). Une dormance finit par s'établir vers la fin du mois de mai, sur tous les plants, témoins ou traités, et elle se maintient pendant tout l'été (fig. 60 et 61).

Un essai plus complet fut entrepris en mai 1958, alors que la photopériode est plus longue. Nous avons traité dès leur germination de jeunes pêchers S. 305-1 issus de noyaux stratifiés pendant 100 jours à +1°C. En plus de l'acide gibberellique, nous avons étudié l'action de l'acide 2,3,5-triiodobenzoïque (ATIB) considéré par beaucoup de chercheurs comme un produit modifiant l'équilibre interne des auxines et jouant le rôle d'anti-auxine.

Afin de contrôler l'efficacité des substances de croissance employées, et afin de préciser les relations entre l'acide gibberellique et l'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque, nous avons appliqué ces produits sur des pois nains en germination, le test étant spécifique des gibberellines.

Pour cela, nous avons mis à germer en terrine des pois nains ; nous les avons traités alors qu'ils étaient au stade « 2 feuilles », en déposant sur l'extrémité de la tige une goutte de chacune des solutions suivantes :

Acide gibbérellique à 50 mg/l ;

Acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque à 50 mg/l ;

Acide gibbérellique à 50 mg/l + acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque à 50 mg/l.

Six jours après le traitement, nous avons mesuré la longueur de la tige de 10 pois et nous avons trouvé les nombres suivants:

Témoin	120 mm
Acide gibberellique	178 mm
Acide gibberellique + acide 2,3,5-triiodobenzoïque	179 mm
Acide 2,3,5-triiodobenzoïque	130 mm

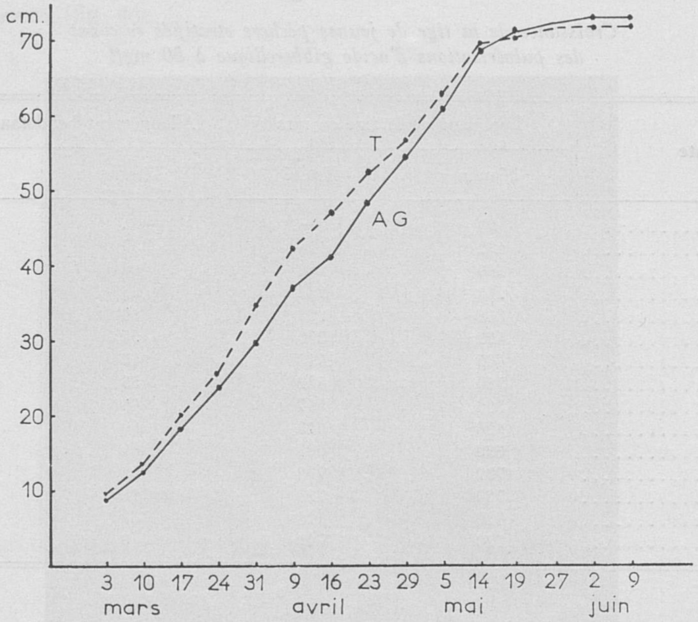


Fig. 60. — *Croissance de la tige de plants de pêchers S. 305-1 ayant subi une post-maturation normale et recevant de l'acide gibberellique.*

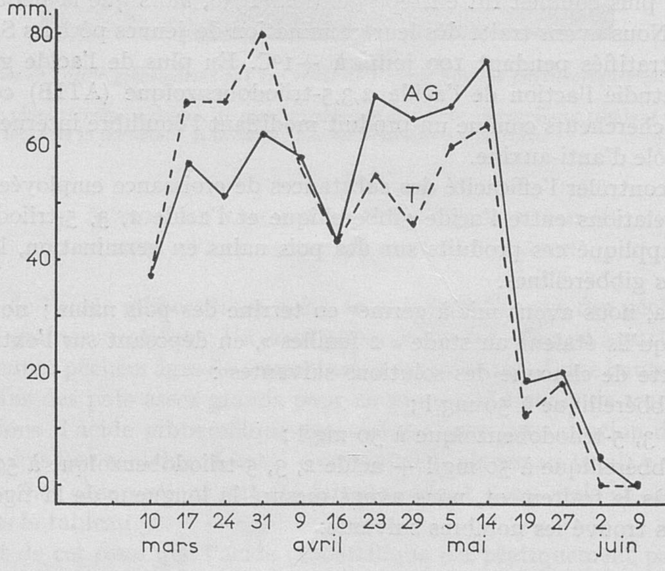


Fig. 61. — *Allongement hebdomadaire de la tige de plants de pêcher S. 305-1 ayant subi une post-maturation normale et recevant de l'acide gibberellique.*

Une répétition a confirmé ces résultats qui indiquent l'absence d'antagonisme entre l'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque et l'acide gibberellique.

Dans l'essai sur pêchers stratifiés, les traitements furent effectués à la fréquence de deux par semaine pendant les trois premières semaines et de un par semaine ensuite. Les solutions, contenant 50 mg/l de produit actif, furent appliquées par pulvérisation dans les conditions suivantes :

Témoin	5 pêchers
AG (50)	4 pêchers
ATIB (50)	5 pêchers
AG (50) + ATIB (50)	5 pêchers

Les observations effectués toutes les semaines sont récapitulées dans le tableau 39.

TABLEAU 39

Croissance de la tige de jeunes pêchers stratifiés recevant de l'acide gibberellique et de l'acide triiodobenzoïque

Date	Longueur de la tige en mm				Allongement hebdomadaire en mm			
	Témoin	AG	ATIB	AG + ATIB	Témoin	AG	ATIB	AG + ATIB
15 mai	43	49	45	51	.	.	.	.
19 mai	54	67	58	78	20	31	22	48
27 mai	84	105	79	138	26	33	18	52
2 juin	196	151	107	196	49	53	33	68
9 juin	196	219	165	287	70	68	58	91
17 juin	299	304	240	387	92	74	66	87
23 juin	365	358	291	450	77	63	59	73
30 juin	430	425	336	508	65	67	45	58
7 juillet	477	495	363	557	45	70	27	49
15 juillet	538	595	383	621	53	87	17	56
21 juillet	580	655	407	668	49	70	24	55
28 juillet	624	735	439	714	44	80	32	46
4 août	...	...	...	...	33	65	34	40
11 août	691	866	508	794	33	65	34	40
18 août	715	902	545	817	24	36	37	23
24 août	731	926	564	824	19	28	22	8
1 septembre	769	972	608	845	33	40	39	18
8 septembre	798	1041	644	892	29	69	36	47
15 septembre	837	1102	665	948	39	61	21	56
22 septembre	884	1165	693	1006	47	63	28	58
28 septembre	919	1207	716	1031	41	49	27	29

On voit à nouveau, dans cet essai, que l'acide gibberellique ralentit légèrement la vitesse de croissance pendant les 3 ou 4 premières semaines (fig. 62 et 63). Il maintient ensuite cette croissance supérieure à celle du témoin. Tout se passe comme si une substance inhibitrice s'accumulait alors peu à peu dans les sujets témoins ; dans les plants traités, elle ne se formerait pas ou serait sans action. Le rôle de la photopériode est négligeable dans les modifications de la vitesse de croissance, puisque tout l'essai fut effectué avec une photopériode supérieure à 14 heures (mai à août). Aucun changement particulier dans le nombre de feuilles ou dans leur forme ou dans leur coloration ne fut noté.

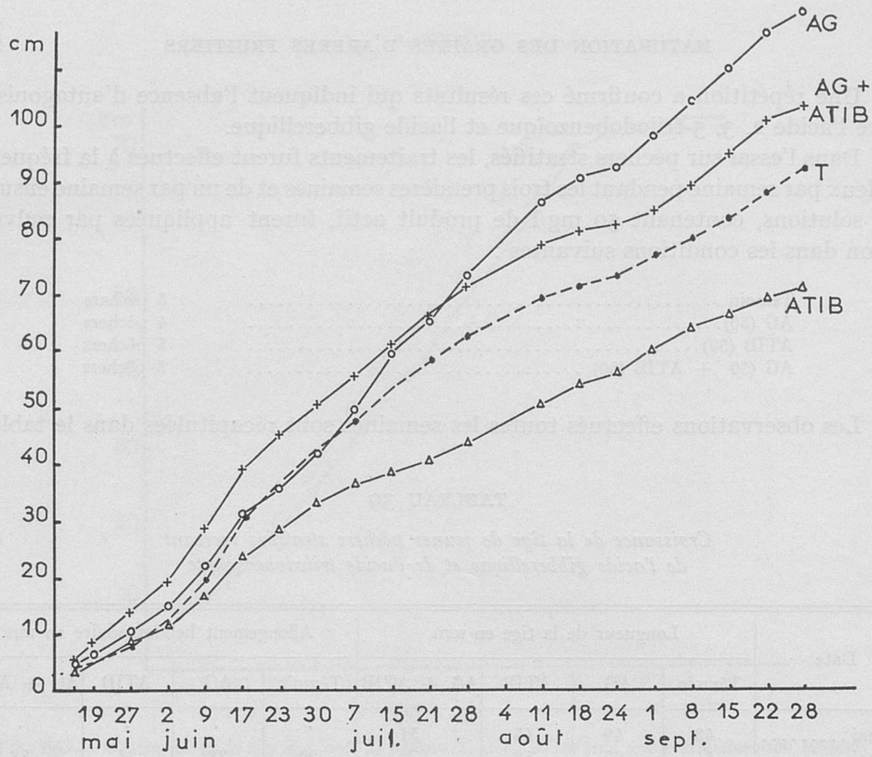


FIG. 62. — *Croissance de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 stratifiés recevant de l'acide gibberellique (AG) de l'acide triiodobenzoïque (ATIB) ou un mélange de ces deux substances (AG + ATIB).*

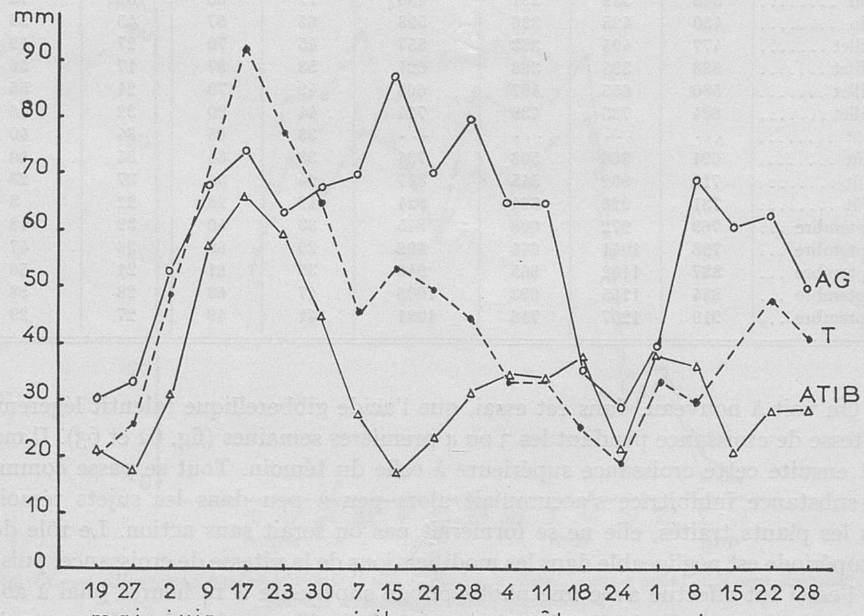


FIG. 63. — *Allongement hebdomadaire de la tige de jeunes pêchers S. 305-1 stratifiés recevant de l'acide gibberellique (AG) ou de l'acide triiodobenzoïque (ATIB).*

L'effet de l'acide 2, 3, 5-triiodobenzoïque fut de réduire légèrement, puis nettement et de façon permanente, le rythme de croissance des pêchers. Les plants traités sont nettement plus petits que les témoins. De plus, dès la troisième semaine du traitement, nous avons noté des courbures ou des torsions anormales de la tige sur tous les plants recevant de l'acide triiodobenzoïque, seul ou en mélange avec l'acide gibberellique. Enfin, sur la plupart de ces plants, plusieurs bourgeons axillaires ont donné naissance à des rameaux secondaires (fig. 64 et 65).

Les pêchers recevant à la fois de l'acide gibberellique et de l'acide triiodobenzoïque ont une vitesse de croissance très voisine de celle des pêchers témoins. L'action inhibitrice de l'acide triiodobenzoïque est compensée ici par l'apport de l'acide gibberellique ; mais l'action régulatrice de l'acide gibberellique sur la vitesse de croissance en été ne peut s'exercer en présence d'acide triiodobenzoïque.

La croissance importante des pêchers ayant reçu en mélange l'acide gibberellique et l'acide triiodobenzoïque tout au début de l'essai peut s'expliquer par la présence de cotylédons restant fonctionnels pendant 3 semaines, alors que ceux des autres pêchers se sont désséchés plus rapidement. Le traitement n'est pas en cause dans ce phénomène.

L'intérêt de ces résultats nous a amené à entreprendre à l'automne 1958 une étude analogue de l'interaction de l'acide gibberellique avec les substances de croissance, cette fois-ci sur des pêchers nains physiologiques issus d'embryons non stratifiés.

Il s'agissait alors de déterminer l'effet sur les caractères de nanisme physiologique d'applications d'acide gibberellique en mélange avec de l'acide indol acétique (AIA) ou de l'acide 2, 3, 5-trichlorobenzoïque (ATCB). D'après des travaux récents (74), l'acide trichlorobenzoïque se comporterait comme une substance inhibitrice de l'acide gibberellique et nous avons voulu vérifier ces résultats dans notre cas particulier.

Les jeunes plants de pêchers S. 305-1, issus d'embryons non stratifiés, furent traités dès leur première transplantation par des pulvérisations des acides suivants :

acide gibberellique à la concentration de 50 mg/l
acide indol acétique 10 mg/l
acide trichlorobenzoïque 20 mg/l
acide gibberellique à 50 mg/l + acide indol acétique à 10 mg/l
acide gibberellique à 50 mg/l + acide trichlorobenzoïque à 20 mg/l
acide gibberellique à 50 mg/l + acide indol acétique à 10 mg/l
\+ acide trichlorobenzoïque à 20 mg/l.

Les traitements furent pratiqués une fois par semaine, sur 10 plantes pour chacun d'entre eux, Les observations sont rassemblées dans les tableaux 40 et 41.

En examinant ces données (fig. 66, 67, 68 et 69), on constate que l'acide trichlorobenzoïque seul a un effet légèrement inhibiteur de l'allongement de la tige. L'acide indol acétique par contre a un effet légèrement excitateur, mais nettement moins que celui de l'acide gibberellique.

Le traitement par l'acide gibberellique et l'acide indol acétique se révèle le plus favorable à la croissance, supérieur au traitement par l'acide gibberellique seul. Le traitement par l'acide gibberellique et l'acide trichlorobenzoïque se montre moins favorable à la croissance que le traitement par l'acide gibberellique seul, mais la croissance reste cependant supérieure à celle du témoin non traité. L'effet de l'acide

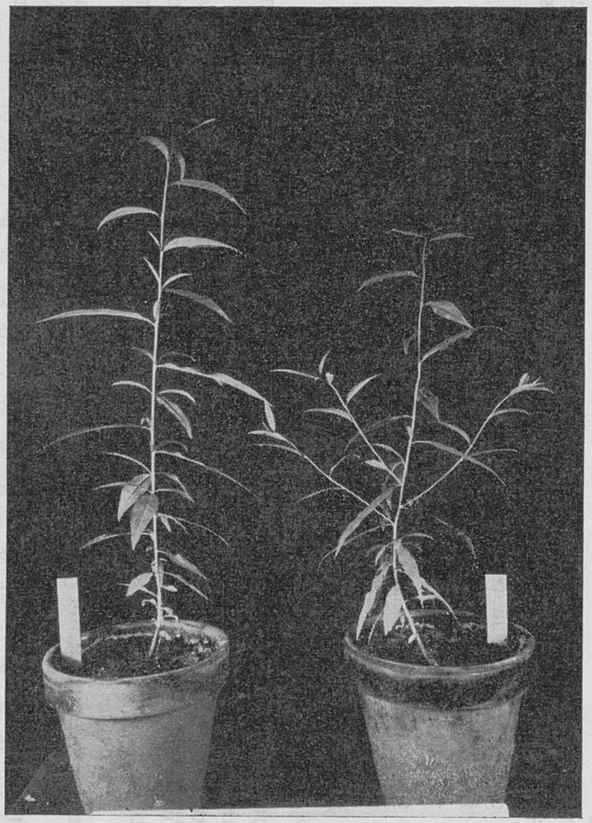


FIG. 64. — *Action de l'acide triiodobenzoïque sur des plants de pêcher provenant d'embryons stratifiés.*
A gauche, plant témoin ; à droite, le plant traité est moins haut, tandis que trois bourgeons axillaires ont poussé.

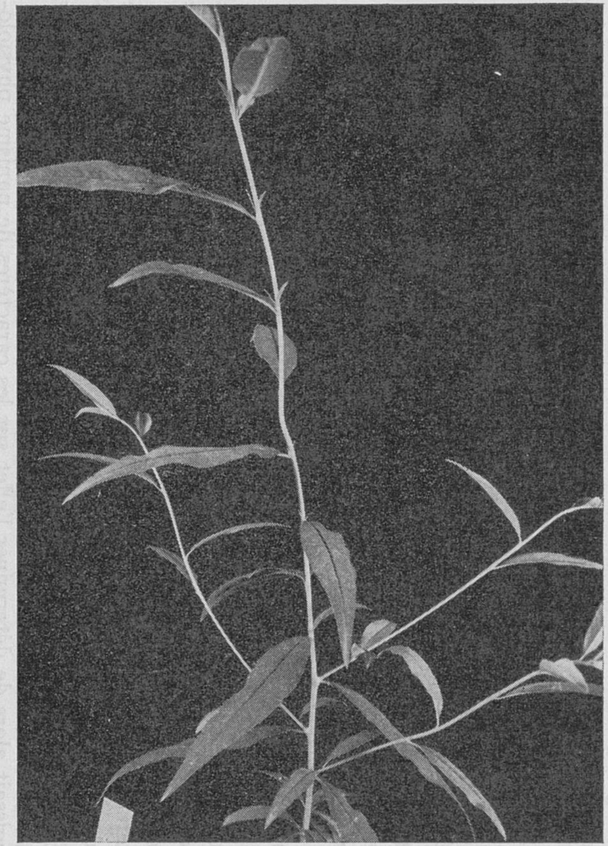


FIG. 65. — *Les plants de pêcher stratifiés recevant de l'acide triiodobenzoïque ont une tige coudée.*

gibberellique semble donc favorisé en présence d'acide indol acétique et gêné en présence d'acide trichlorobenzoïque.

TABLEAU 40

Longueur en mm de la tige de jeunes pêchers issus d'embryons non stratifiés et traités par diverses substances de croissance

Date	Témoin	AG	AIA	ATCB	AG + AIA	AG + ATCB	AG + AIA + ATCB
13 octobre	18,1	17,7	12,6	11,5	21,5	16,2	19,8
20 octobre	22,7	28,0	18,3	14,6	28,3	17,5	26,1
27 octobre	26,2	35,7	20,1	15,2	33,8	31,1	32,8
3 novembre	35,0	56,8	40,1	23,3	66,3	62,0	55,7
10 novembre	62,7	92,3	75,8	41,1	103,7	90,1	77,0
17 novembre	91,6	119,4	110,6	66,8	128,7	114,0	88,7
24 novembre	108,6	143,8	139,3	88,1	150,6	130,6	94,3
1 décembre	116,6	154,4	148,1	97,5	157,5	135,2	100
8 décembre	118,3	163,3	149,3	100	165,6	140,0	102,5
15 décembre	119,4	166,1	152,5	101,8	170,6	143,7	106,2
22 décembre	121,1	175,0	152,5	101,8	188,1	143,7	110,0
29 décembre	132,2	197,7	162,5	105,0	219,3	162,5	133,7

TABLEAU 41

Allongement hebdomadaire en mm de la tige de jeunes pêchers issus d'embryons non stratifiés et traités par diverses substances de croissance

Date	Témoin	AG	AIA	ATCB	AG+AIA	AG + ATCB	AG+AIA + ATCB
13 octobre	.	.	.	.	.	.	.
20 octobre	4	10	6	3	6	1	6
27 octobre	4	7	2	1	5	14	6
3 novembre	9	21	20	8	32	31	23
10 novembre	28	36	35	18	37	28	22
17 novembre	29	27	35	25	25	24	11
24 novembre	17	24	29	21	22	16	6
1 décembre	8	10	9	9	7	5	6
8 décembre	2	9	5	3	8	5	2
15 décembre	1	3	3	2	5	4	4
22 décembre	2	9	0	0	18	0	4
29 décembre	9	22	10	3	31	19	23

Enfin, les trois substances en mélange (acide gibberellique, acide indol acétique et acide trichlorobenzoïque) semblent se neutraliser car les plants traités par ce mélange ont un comportement très voisin de celui des plants témoins.

On notera également que la période de ralentissement de la végétation, qui a lieu dans le courant du mois de décembre, est beaucoup moins marquée pour l'ensemble des plants recevant de l'acide gibberellique (seul ou en mélange) que pour les plants n'en recevant pas.

Cet essai met en évidence l'interaction de l'acide gibberellique avec des subs-

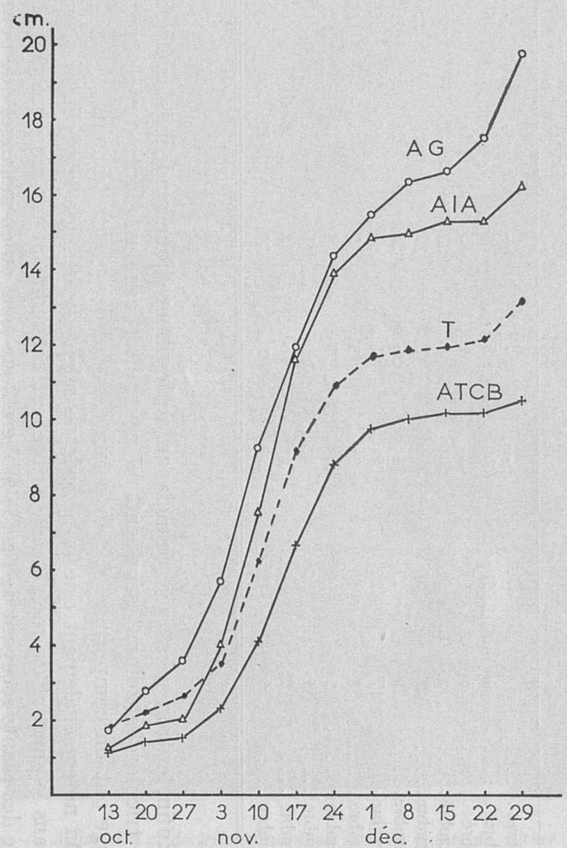


FIG. 66. — *Croissance de la tige de pêchers non stratifiés recevant de l'acide gibberellique (AG), de l'acide indol acétique (AIA) ou de l'acide trichlorobenzoique (ATCB).*

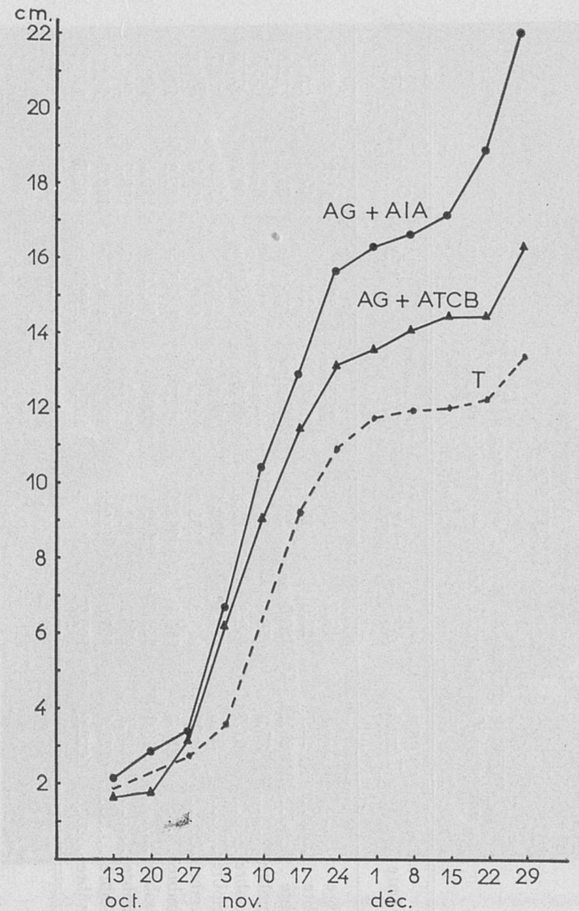


FIG. 67. — *Croissance de la tige de pêchers non stratifiés recevant de l'acide gibberellique additionné d'acide indol acétique (AG + AIA) ou d'acide trichlorobenzoïque (AG + ATCB).*

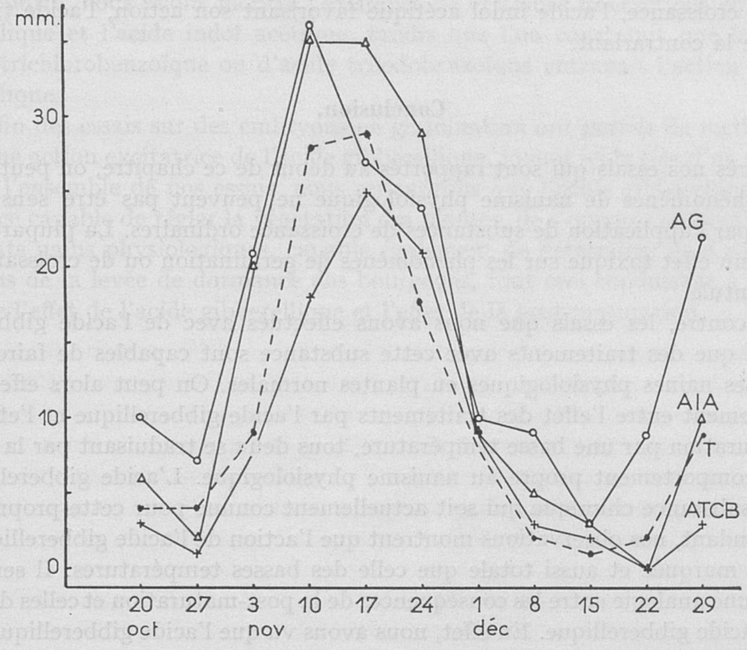


FIG. 68. — *Allongement hebdomadaire de la tige de pêchers non stratifiés recevant de l'acide gibberellique (AG), de l'acide indol acétique (AIA) ou de l'acide trichlorobenzoïque (ATCB).*

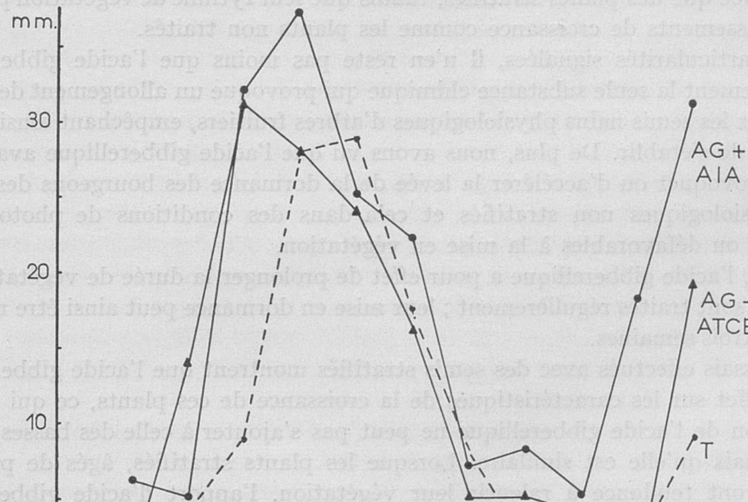


FIG 69. — *Allongement hebdomadaire de la tige de pêchers non stratifiés recevant de l'acide gibberellique additionné d'acide indol acétique (AG + AIA) ou d'acide trichlorobenzoïque (ATCB).*

tances de croissance, l'acide indol acétique favorisant son action, l'acide trichlorobenzoïque la contrariant.

Conclusion.

D'après nos essais qui sont rapportés au début de ce chapitre, on peut affirmer que les phénomènes de nanisme physiologique ne peuvent pas être sensiblement modifiés par l'application de substances de croissance ordinaires. La plupart d'entre elles ont un effet toxique sur les phénomènes de germination ou de croissance de la jeune plantule.

Par contre, les essais que nous avons effectués avec de l'acide gibberellique montrent que des traitements avec cette substance sont capables de faire évoluer des plantes naines physiologiques en plantes normales. On peut alors effectuer un rapprochement entre l'effet des traitements par l'acide gibberellique et l'effet de la post-maturation par une basse température, tous deux se traduisant par la suppression du comportement propre au nanisme physiologique. L'acide gibberellique est l'unique substance chimique qui soit actuellement connue pour cette propriété.

Cependant, nos observations montrent que l'action de l'acide gibberellique n'est pas aussi marquée et aussi totale que celle des basses températures. Il semble n'y avoir qu'une analogie entre les conséquences de la post-maturation et celles de l'application d'acide gibberellique. En effet, nous avons vu que l'acide gibberellique n'avait aucun effet sur la présence des anomalies foliaires et sur leur intensité, ce qui montre qu'il n'agit pas sur les cellules constituant les ébauches de feuilles.

De même, les plants traités par l'acide gibberellique n'ont pas la même intensité de croissance que des plants stratifiés, tandis que leur rythme de végétation présente des ralentissements de croissance comme les plants non traités.

Ces particularités signalées, il n'en reste pas moins que l'acide gibberellique est actuellement la seule substance chimique qui provoque un allongement des entrenœuds chez les semis nains physiologiques d'arbres fruitiers, empêchant ainsi le port en rosette de s'établir. De plus, nous avons vu que l'acide gibberellique avait pour effet de provoquer ou d'accélérer la levée de la dormance des bourgeons des plants nains physiologiques non stratifiés et cela dans des conditions de photopériode favorables ou défavorables à la mise en végétation.

Enfin, l'acide gibberellique a pour effet de prolonger la durée de végétation des plants qui sont traités régulièrement ; leur mise en dormance peut ainsi être retardée de deux à trois semaines.

Les essais effectués avec des semis stratifiés montrent que l'acide gibberellique est sans effet sur les caractéristiques de la croissance de ces plants, ce qui indique que l'action de l'acide gibberellique ne peut pas s'ajouter à celle des basses températures, mais qu'elle est similaire. Lorsque les plants stratifiés, âgés de plusieurs semaines, ont tendance à ralentir leur végétation, l'apport d'acide gibberellique prolonge leur croissance et l'allongement de leur tige. Cette observation montre que la présence d'acide gibberellique gêne l'action ou la formation d'une substance inhibitrice de la croissance ou supplée à la déficience d'une auxine.

Nous avons, par ces essais, également pu mettre en évidence la sensibilisation à l'acide gibberellique de plants qui avaient été traités par cette substance plusieurs mois auparavant.

En outre, nous avons montré l'existence de certaines interactions entre l'acide gibberellique et l'acide indol acétique, tandis que l'on constatait que la présence d'acide trichlorobenzoïque ou d'acide triiodobenzoïque entravait l'action de l'acide gibberellique.

Enfin des essais sur des embryons en germination ont permis de mettre en évidence une action excitatrice de l'acide gibberellique, jouant ici le rôle d'un stimulant.

De l'ensemble de nos essais, nous retiendrons que l'acide gibberellique est une substance capable de régler la végétation des plantes, de s'opposer au port en rosette des plants nains physiologiques, capable également de déterminer et d'accélérer les processus de la levée de dormance des bourgeons, tout ceci conduisant à mettre en parallèle l'effet de l'acide gibberellique et l'effet de la post-maturation.

CONCLUSION

Dans cette première partie, nous avons recherché expérimentalement les aptitudes morphogénétiques de l'embryon au cours de sa formation.

Lorsque l'embryon est prélevé pendant la période de différenciation de ses organes puis placé dans des conditions propres à la germination, il n'est pas capable de donner naissance à une plante viable. Quand il a atteint sa taille définitive, il évolue physiologiquement en quelques semaines et parvient à sa première maturité physiologique. Dans cet état, l'embryon est protégé du milieu extérieur par les enveloppes du fruit et de la graine qui l'empêchent de germer, en gênant les échanges gazeux et en opposant une résistance mécanique à la croissance de la plantule. La graine entre alors en dormance.

Cette situation se modifie après une période de stratification de quelques mois pendant laquelle le fruit ou la graine sont soumis à des températures basses (0 à 7° C) en milieu humide. Endocarpe et téguments n'offrent alors plus de résistance mécanique, tandis que l'embryon voit sa vigueur augmenter progressivement : il est le siège d'une post-maturation déterminée par les conditions particulières de la stratification. Le jeune plant issu de la germination d'un embryon où la post-maturation a pu s'effectuer présente un aspect normal et manifeste une période de végétation prolongée.

Par contre, si l'on parvient à faire germer, à l'aide de méthodes appropriées, des embryons qui ont atteint leur maturité physiologique mais qui n'ont pas subi leur post-maturation, les jeunes plantes obtenues présentent des anomalies de croissance relatives à l'épicotyle et caractérisant le nanisme physiologique : feuilles recroquevillées, entrenœuds courts donnant l'aspect d'une rosette, entrée en dormance du méristème terminal peu de temps après chaque mise en végétation (périodes courtes de végétation séparées par des dormances prolongées des bourgeons).

L'épicotyle est tantôt en état de « dormance », tantôt en état de « paresse », et ce comportement singulier ne disparaît complètement qu'à la suite d'une exposition de la plante à une température basse. L'épicotyle nain est donc sensible lui-même à la post-maturation.

La basse température provoque ainsi la post-maturation de l'épicotyle soit à l'intérieur de la graine, soit sur la plante après la germination.

Au cours d'une première série d'expériences, nous avons pu observer que la post-maturation ne pouvait affecter qu'un embryon ayant déjà atteint son premier stade de maturité physiologique. L'évolution conduisant à ce premier état peut s'effectuer non seulement lorsque le fruit demeure sur l'arbre, mais encore lorsqu'il est prélevé prématurément et placé en chambre froide.

Nous avons pu également vérifier la notion de progressivité de la post-maturation conduisant à un nouvel équilibre ; en outre, l'embryon est plus sensible à

l'action de la post-maturation lorsqu'on le place sur un milieu gélosé où il peut passer facilement à l'état de vie active que lorsqu'il est entouré par les téguments de la graine. Une température basse favorise la post-maturation de l'embryon ou de l'épicotyle et ce phénomène est accéléré sous l'influence de l'éclairement.

Lorsque les embryons n'ont pas subi leur post-maturation, les plantes qui en proviennent ont des entrenœuds d'autant plus courts que la photopériode à laquelle ils sont soumis est elle-même plus courte.

Il ressort de nos travaux ainsi que des travaux étrangers que nous signalons que les processus de la post-maturation de l'embryon ou de l'épicotyle et de la levée de dormance des bourgeons de plantes naines physiologiques se réalisent avec le maximum d'efficacité à la suite de traitements à une température inférieure à 10° C. Cependant, des températures constamment supérieures à 20° C, combinées avec un éclairement convenable en durée, qualité et intensité, peuvent remplacer l'action de cette basse température, mais avec un effet partiel et provisoire.

Ces processus paraissent correspondre à des transformations physiologiques qui amènent une augmentation générale de l'intensité du métabolisme ; c'est dans le but d'intervenir sur le déroulement de ces transformations et de tenter de les expliquer que nous avons entrepris toute une série d'essais relatifs au traitement des embryons par des substances de croissance. On sait depuis longtemps déjà que le nanisme physiologique des graines d'arbres fruitiers est rebelle à l'action de tous les produits chimiques, même de ceux qui ont le pouvoir de lever les dormances de nombreuses graines ou bourgeons (éthylène chlorhydrine, thiourée, etc,...). Les applications de substances de croissance classiques sont pratiquement inefficaces ou sont toxiques : nos essais avec l'acide-α naphtalène acétique, l'acide indol butyrique, l'acide triiodobenzoïque ou l'acide trichloro-phénoxy-propionique le montrent nettement.

Par contre, des résultats nouveaux furent obtenus à partir de 1957 avec l'acide gibberellique. Nous avons nous-même d'abord observé que l'acide gibbérellique accélère, dans certaines conditions, la germination des embryons d'abricotier, de cerisier et de pêcher.

Ensuite, nous avons montré que le traitement par l'acide gibberellique de très jeunes semis de pêchers nains physiologiques empêche totalement la formation des entrenœuds courts et prolonge la durée de la croissance des tiges, même en photopériode défavorable. Les caractères nains de la plante ne peuvent pas se manifester en présence d'acide gibberellique. Par contre, les anomalies foliaires qui se produisent chez les jeunes plants provenant d'embryons mis à germer à l'état frais ne sont pas modifiées par l'acide gibberellique. On confirme ainsi que les anomalies foliaires sont totalement indépendantes du nanisme physiologique. Celui-ci affecte l'ensemble de l'épicotyle, alors que celles-là sont étroitement associées au méristème terminal. De plus, la manifestation des anomalies foliaires se limite principalement aux cas où l'embryon n'a pas subi la dessiccation qui accompagne la maturité normale de la graine.

L'application d'acide gibberellique sur des plantes naines en dormance détermine la levée de la dormance du bourgeon terminal, augmente la vitesse de la croissance et prolonge de plusieurs semaines la durée pendant laquelle la tige s'allonge.

On peut alors affirmer que l'acide gibberellique s'oppose aux phénomènes de nanisme qui caractérisent les plants fruitiers n'ayant pas subi de post-maturation :

entrenœuds courts, port en rosette, dormances prolongées suivies d'une croissance lente et écourtée. L'acide gibberellique est ainsi le premier composé chimique essayé qui possède cette propriété.

Il semble cependant que la suppression du nanisme par l'action de l'acide gibberellique ne soit pas aussi complète qu'à la suite de la post-maturation par les facteurs physiques du milieu. En outre, l'action de l'acide gibberellique ne s'ajoute pas à celle du froid, car des semis ayant subi la post-maturation ne réagissent pas à des applications de ce produit au moins pendant les premières semaines. Le fait que leur croissance ultérieure soit favorisée par l'acide gibberellique indique que ce dernier remplace un facteur de croissance qui disparaît au cours de la végétation ou bien qu'il empêche un inhibiteur d'agir.

Les essais où l'acide gibberellique est appliqué en association avec diverses substances de croissance de synthèse n'ont pas permis, jusqu'à maintenant, d'expliquer son mode d'action ni de présumer le rôle que peuvent jouer les hormones de croissance dans le phénomène du nanisme physiologique.

C'est à cette question que nous avons essayé de répondre dans la deuxième partie de ce travail, en cherchant à mettre en évidence les substances de croissance que contiennent l'embryon et le jeune plant, lorsqu'ils manifestent ou non le phénomène de nanisme physiologique.

DEUXIÈME PARTIE

RECHERCHE DES FACTEURS DE LA MORPHOGENÈSE DU JEUNE PLANT D'ARBRE FRUITIER

CHAPITRE I

HISTORIQUE

Les travaux de WENT publiés en 1928 ont marqué le début des recherches sur les substances de croissance. Il est le premier à avoir réussi l'extraction d'une hormone végétale et le premier à avoir utilisé un test quantitatif pour mesurer l'activité de cette hormone (test *Avena* : courbure du coléoptile).

Par la suite, en 1933 et 1934, les recherches de KÖGL, HAGEN SMIT et leurs collaborateurs ont conduit à l'isolement et à l'identification de l'auxine A et de l'auxine B dans les germes de maïs et de l'acide indol acétique dans les levures. En 1935, THIMANN isole à l'état cristallisé l'acide indol acétique à partir d'un champignon, *Rhizopus suinus*.

Une nouvelle étape commence en 1939 : de nombreux laboratoires découvrent l'existence de substances qui inhibent l'élongation des cellules des coléoptiles et faussent les résultats des travaux sur les auxines. On est alors obligé de mettre au point des techniques d'extraction et de purification permettant de séparer les substances inhibitrices et les substances de croissance. C'est après plusieurs années de recherches, aux résultats peu encourageants, que se répand très vite la chromatographie de partage sur papier. Utilisée pour la première fois en 1944 par CONSDEN pour séparer des acides aminés, cette technique a été appliquée avec succès aux extraits végétaux contenant des régulateurs de croissance par LUCKWILL (58) et par BENNET CLARK, TAMBIAH et KEFFORD (6) en 1952. Dès lors, les recherches se multiplient, les méthodes de travail se précisent et les résultats s'accumulent.

Le test biologique de la courbure du coléoptile d'avoine, très utilisé pendant une quinzaine d'années, est peu à peu remplacé par d'autres tests. La méthode la plus répandue actuellement dérive de celle que BONNER a mise au point en 1933 : on utilise des fragments de coléoptile d'avoine ou de blé que l'on place dans la solution à tester et qui réagissent par l'élongation de leurs cellules. Cette derniere méthode s'est révélée plus pratique, l'élongation de coléoptiles étant plus facile à mesurer que leur courbure.

Parmi, les nombreuses méthodes actuelles, il faut encore signaler : le test *Pisum* mis au point par WENT en 1924 (courbure de tiges fendues) ; le test *Avena* de NITSCH en 1955 (élongation du premier entrenœud) ; le test *Coleus* de LUCKWILL en 1955 (rapidité de la chute des pétioles) ; le test *Phaseolus* de LUCKWILL en 1955 (rapidité de la formation des racines le long de l'hypocotyle).

Les deux derniers tests sont peu sensibles à la présence d'inhibiteurs et expriment des phénomènes autres que l'élongation des cellules.

Définitions

Les travaux relatifs aux substances de croissance ont conduit à utiliser couramment certains termes spécialisés qu'il nous paraît bon de préciser et de définir. Nous adoptons les définitions données par Van Overbeek en 1954 et citées par Powell (77).

« Les *régulateurs végétaux* sont des composés organiques autres que les substances nutritives qui, en petites quantités, inhibent ou modifient de quelque façon tout processus physiologique chez les végétaux.

« Les *hormones végétales* ou phytohormones sont des régulateurs produits par les végétaux qui, à de faibles concentrations, commandent les processus physiologiques végétaux. Les hormones se déplacent généralement à l'intérieur des plantes d'un lieu de production à un lieu d'action.

« Les *régulateurs de croissance* ou substances de croissance sont des régulateurs qui agissent sur la croissance.

« Les *hormones de croissance* sont des hormones qui commandent la croissance.

« *Auxine* est un terme générique désignant des composés caractérisés par leur faculté d'induire l'élongation de cellules de tiges. Ils ressemblent à l'acide indol-3-acétique dans leur action physiologique. Les auxines peuvent agir sur d'autres processus que l'élongation et le font en général, mais l'élongation est considérée comme critère. Les auxines sont généralement des acides à noyau cyclique non saturé ou des dérivés de ceux-ci.

« Les *précurseurs d'auxines* sont des composés qui peuvent être transformés en auxines par les végétaux.

« Les *anti-auxines* sont des composés qui inhibent par compétition l'action d'une auxine».

De plus, il faut considérer les *antagonistes d'auxines* qui sont des substances inactives par elles-mêmes mais qui contrarient l'action d'auxines apportées extérieurement.

Principales hormones de croissance actuellement connues

Parmi les nombreuses auxines isolées dans les extraits végétaux, un très petit nombre seulement ont pu être identifiées. Leurs propriétés sont rassemblées dans une publication récente de Bentley (8) sur les auxines et les inhibiteurs naturels. On a pu mettre en évidence dans les végétaux : l'acide 3-indol-acétique ; l'indol-3-acétaldéhyde ; l'indol-3-acétonitrile ; l'éthyl-indol-3-acétate ; le méthyl-indol-3-acétate et l'acide indol-pyruvique.

De même, les inhibiteurs naturels ne sont pas identifiés chimiquement et une grande confusion règne encore à leur sujet.

L'un des inhibiteurs que l'on rencontre le plus souvent dans les extraits végétaux a été dénommé « inhibiteur β » par Kefford (44). Il s'agirait d'après les travaux récents de Bentley d'un complexe de plusieurs substances, vraisemblablement des acides gras, agissant par toxicité. Dans d'autres cas, la toxicité physiologique de cet inhibiteur n'est pas démontrée.

De nombreuses lactones non saturées sont également présentes dans les végétaux

et peuvent agir comme inhibiteurs de croissance ou comme anti-auxines. C'est en particulier le cas de la scopolétine (7-hydroxy-6-méthoxy-coumarine) et d'autres composés des coumarines dont l'effet inhibiteur serait dû à l'inactivation des diastases à radical sulfhydryle -SH.

Enfin, depuis 1954, un nouveau chapitre s'est ouvert dans l'étude des phénomènes de croissance avec la découverte des propriétés des gibberellines (85). Certaines d'entre elles sont des hormones végétales que l'on trouve à l'état naturel, en particulier dans l'albumen des graines. Ces substances agissent sur l'élongation des tiges, non pas directement à la manière des auxines mais indirectement en intervenant sur les hormones de croissance et en particulier sur les auxines. Des tests nouveaux doivent être utilisés (mutants nains de maïs, de pois).

Des études sur le métabolisme et le mode d'action des substances régulatrices de la croissance végétale sont en cours depuis plusieurs années.

Les hormones de croissance isolées chez les arbres fruitiers

Dans cette étude bibliographique, nous nous bornerons à signaler des travaux récents conduits à l'aide des techniques modernes d'investigation et particulièrement à l'aide de la chromatographie sur papier.

Luckwill (63) est, à notre connaissance, le seul chercheur qui ait fait une étude systématique des substances de croissance chez les arbres fruitiers. Ses recherches ont porté uniquement sur le pommier dont il a étudié les fruits, les graines et les feuilles. Il analyse par chromatographie sur papier la fraction acide d'extraits de ces organes, en utilisant comme solvant du butanol ammoniacal et comme test biologique l'élongation de segments de coléoptiles de blé. Il met en évidence trois substances excitatrices dénommées auxines *Malus* 1, *Malus* 2 et *Malus* 3 et deux substances inhibitrices appelées inhibiteur 1 et inhibiteur 2.

Voici les caractéristiques de ces substances :

L'auxine Malus 1, de Rf 0,05 – 0,1 est trouvée occasionnellement dans les extraits de feuilles et de graines (1). Elle favorise l'élongation des cellules. Cette substance pourrait correspondre à l'accélérateur α mis en évidence par Kefford (44) dans de nombreux extraits végétaux. Le réactif d'Ehrlich donne une coloration pourpre à l'emplacement correspondant du chromatogramme, ce qui laisse supposer que la substance est un composé indolique. En outre, cette auxine 1 est stable à la lumière et à la chaleur. Luckwill la considére comme une substance d'intérêt secondaire, isolée de façon irrégulière.

L'auxine Malus 2 se localise au Rf 0,3 – 0,5 à proximité de l'acide indol acétique témoin. On la trouve dans le nucelle et l'albumen de très jeunes graines pendant les 2 à 4 semaines qui suivent la floraison. Elle est généralement présente dans les embryons stratifiés et les bourgeons en cours de débourrement, enfin dans les feuilles adultes. L'auxine 2 est donc associée au phénomène d'expansion cellulaire. Cependant, on ne la trouve pas dans la graine au moment où l'embryon est le siège de divisions cellulaires.

Cette auxine ne donne aucune réaction colorée avec les réactifs de Salkowski

(1) Le Rf indique la position d'une substance chimique sur un chromatogramme dans des conditions données.

et d'Ehrlich et n'est pas fluorescente. Son Rf est légèrement supérieur à celui de l'acide indol acétique et légèrement inférieur à celui de l'acide indol butyrique. Une étude précise indique que l'auxine 2 est différente de l'acide indol acétique. Comme elle est active sur les tests biologiques « élongation des cellules », « abscission du pétiole de *Coleus* », et « formation de racines sur l'hypocotyle de *Phaseo lus* », LUCKWILL la considère comme une véritable auxine.

L'auxine Malus 3 a un Rf de 0,75 – 0, 95. On ne la trouve guère que dans les graines au cours de leur formation. Elle favorise l'élongation du coléoptile de blé et la formation de racines sur l'hypocotyle de *Phaseolus* mais elle reste sans action sur l'abscission du pétiole de *Coleus*. Elle réagit légèrement au réactif d'Ehrlich et pas du tout au réactif de Salkowski.

D'après les courbes représentant l'activité en fonction de la concentration, aucune de ces trois auxines ne permet une élongation des coléoptiles analogue à celle que l'on obtient avec l'acide indol acétique à la concentration optimale. Le maximum obtenu est de 160 p. 100 de l'élongation du témoin avec l'auxine 2 alors que l'acide indol acétique permet un maximum de 190 p. 100.

L'inhibiteur 1 se localise au Rf 0,20 – 0,40. C'est une substance fortement acide qui provoque rapidement la décoloration et la mort des coléoptiles. On ne peut l'identifier ni à l'acide malique ni à l'acide citrique. Cet inhibiteur apparaît plus comme un produit toxique que comme un inhibiteur de croissance.

L'inhibiteur 2, de Rf 0,45 – 0,65 est réellement un inhibiteur de croissance et on le trouve dans presque tous les extraits.

Aucune des substances mises en évidence par LUCKWILL n'a pu être identifiée à un corps chimique inconnu.

Cet auteur constate que pendant la différenciation de l'embryon, l'auxine 3 est présente en quantité importante, alors que l'on ne trouve que des traces d'auxine 1 et d'auxine 2 dans les graines. L'inhibiteur 1 disparaît alors que l'inhibiteur 2 apparaît de plus en plus, parallèlement au grossissement de l'embryon. Pendant l'accumulation des réserves, on trouve surtout l'auxine 3 et l'inhibiteur 2 dans l'embryon, alors que l'albumen contient encore l'auxine 2.

Les embryons dormants renferment l'inhibiteur 2 et des traces d'auxine 2 et d'auxine 3, tandis qu'après une post-maturation, ils contiennent toujours l'inhibiteur 2 mais l'auxine 2 s'accumule à partir du 57^{e} jour de traitement. Une hydrolyse alcaline d'embryons dormants libère l'auxine 2, révélant ainsi sa présence à l'état lié.

L'existence de substances excitatrices dans l'extrait d'embryons stratifiés au-delà de 55 jours avait déjà été constatée en 1952 par LUCKWILL qui concluait que l'aptitude à la germination dépendait beaucoup plus de l'apparition de la substance excitatrice que de la disparition de l'inhibiteur.

Dans la fraction neutre des extraits de graines, LUCKWILL (60) signale l'existence d'une auxine présente au moment où l'albumen devient cellulaire.

Dans l'albumen des pépins de pommes, TEUBNER (87) met en évidence une substance qu'il considère comme l'ester éthylique de l'acide indol acétique (éthyl-indol-acétate) mais son point de vue n'est pas partagé par LUCKWILL et POWELL (62).

WRIGHT, signalé par BENTLEY (8), trouve dans les pépins de pommes deux auxines dont l'une est considérée comme de l'acide indol acétique et dont l'autre rappelle l'auxine *Malus* 2.

En France, MIMAULT (64, 69) étudie les substances de croissance apparaissant pendant la formation du fruit chez le cerisier et le poirier. Deux extractions par l'éther sont utilisées successivement, l'une à 0°C isolant les auxines libres, l'autre à 23°C isolant les auxines dites « non libres ». Cet auteur met en évidence lors de la croissance de l'embryon de poirier deux substances excitatrices acides (dont l'une appelée A 1 est identifiée à l'acide indol acétique) et une substance excitatrice basique N 1 de Rf 0,7 – 0,8 dans l'isopropanol : ammoniaque. Plus tard, à la maturité des fruits, on décèle dans les pépins de poire l'auxine A 1 ainsi qu'un inhibiteur acide de Rf 0,6 – 0,8. Une auxine neutre N 2 de Rf 0,5 apparaît dans les pépins de fruits conservés à une température de 0° pendant un mois, tandis que l'on trouve parfois une auxine neutre N 3 de Rf 0,1. Suivant les variétés employées, MIMAULT ne retrouve pas obsolument les mêmes résultats et il en déduit l'existence de différences variétales de comportement.

Dans les cerises de la variété Bigarreau Napoléon, il met en évidence deux auxines acides. L'une A 1 correspond à l'acide indol acétique (Rf 0,35 – 0,40). L'autre A 2, de Rf 0,65 - 0,85, ne se colore pas au réactif de Salkowski et se colore en rose par le réactif d'Ehrlich. Ces deux substances régresseraient au cours de la maturité du fruit. Deux auxines neutres sont isolées : N 1 de Rf 0,80 et N 2 de Rf 0,37 — 0,50, tandis qu'on peut encore mettre en évidence un inibiteur acide et un inhibiteur neutre qui apparaissent sporadiquement. Parmi toutes ces substances de croissance, seule l'auxine A 1 a pu être identifiée : il s'agit de l'acide indol acétique.

POWELL (77) étudie les substances de croissance présentes dans des extraits non acides de feuilles de pommier. Par l'utilisation de plusieurs tests biologiques et la combinaison successive de deux solvants différents pour la chromatographie (butanol ammoniacal puis eau), il décèle la présence de quatre substances excitatrices et de quatre substances inhibitrices dans les différents extraits neutres qu'il analyse. Aucune de ces substances ne peut être identifiée.

Dans des extraits de très jeunes feuilles de pommier, BARLOW et HANCOCK (2, 39) mettent en évidence une auxine qu'ils assimilent à l'acide indol acétique d'après le Rf et un inhiteur localisé en avant de cette auxine. Ces deux substances disparaissent avec le vieillissement des feuilles. L'inhibiteur n'est pas identifié, mais on sait qu'il n'agit pas par toxicité, car les coléoptiles inhibés sont capables d'allongement lorsqu'on les met en présence d'acide indol acétique.

Dans les bourgeons à fleurs de pêcher, prélevés alors qu'ils sont au repos, NEVINS et HEMPHILL (67) décèlent la présence de trois auxines, localisées respectivement sur un chromatrogramme développé par l'isopropanol aux Rf 0,15, 0,40 et 0,90 et d'un inhibiteur que l'on trouve au Rf 0,70. Le réactif de Salkowski donne des taches colorées à des Rf différents de ceux qui correspondent aux auxines. Les résultats obtenus par les deux méthodes d'investigation ne coïncident pas et aucune identification ne peut être effectuée.

HENDERSHOTT et BAILEY (41) ont mis en évidence une substance fortement inhibitrice dans des extraits de bourgeons à fleurs de pêcher, substance qui n'a pas été identifiée non plus.

BLOMMAERT (10) enfin met en évidence, dans les extraits de bourgeons à bois de pêcher prélevés pendant le repos hivernal, quatre auxines et un inhibiteur. D'après les propriétés de trois des auxines, celles-ci pourraient être l'acide indol pyruvique, l'acide indol acétique et l'indol éthyl-acétate. L'inhibiteur se forme au début de l'hiver

pour disparaître peu à peu avant la levée de la dormance. C'est à ce moment, à la fin de l'hiver, que l'activité auxinique est la plus importante dans les bourgeons.

Enfin, il faut signaler les travaux très récents de PHINNEY et de ses collaborateurs (75) qui décèlent la présence de substances analogues aux gibberellines dans l'extrait éthéré de jeunes graines de *Prunus domestica*, *P. armeniaca* et *P. amygdalus*. Aucune précision supplémentaire n'est apportée.

Nos travaux personnels ont consisté à mettre au point des méthodes de recherches aussi voisines que possible des méthodes courantes utilisées à l'étranger mais adaptées à nos conditions particulières de travail. Nous les avons ensuite appliquées sans modification pendant quatre années, de 1954 à 1958. Nos recherches ont porté sur les graines de deux espèces du genre *Prunus* : l'abricotier *P. armeniaca* et le pêcher *P. persica*, et accessoirement sur des graines de prunier européen *P. domestica*.

Nous avons cherché à mettre en évidence les substances de croissance excitatrices ou inhibitrices présentes au cours des différentes phases de la vie de l'embryon : formation et croissance dans le fruit avec une activité métabolique intense ; dessiccation et conservation correspondant à une période de repos ; post-maturation à basse température ; germination avec ou sans stratification.

Nous avons essayé également de déceler les modifications apportées par des traitements à l'acide gibberellique.

L'ensemble des résultats sera interprété finalement en fonction du comportement physiologique de la plante.

CHAPITRE II

MÉTHODES D'ÉTUDE

Les méthodes de travail que nous avons utilisées pour étudier l'évolution des hormones de croissance au cours de la vie de la graine ont été mises au point en 1954. Nous nous sommes inspiré des techniques de différents auteurs et en particulier des travaux de BENNET CLARK (6), de BENTLEY (7), de KEFFORD (44), de LARSEN (50), de LUCKWILL (58, 69, 63) et de NITSCH (69, 70). Nous avons adapté l'ensemble de ces connaissances à nos conditions particulières de travail. Nous devions envisager l'extraction de substances et leur purification malgré la présence de matières grasses, leur séparation par la chromatographie de partage sur papier et l'estimation de leur activité à l'aide d'un test biologique utilisant le coléoptile d'avoine.

Bien que des progrès soient constamment réalisés dans l'étude des substances de croissance, nous avons jugé préférable de ne pas modifier nos méthodes au cours de nos travaux afin que nos résultats soient comparables dans le temps.

Dans l'exposé de nos méthodes d'étude, nous verrons d'abord le traitement de l'extrait et sa chromatographie, puis l'examen des chromatogrammes et la réalisation du test biologique *Avena*. Nous signalerons enfin quelques essais effectués dans le but de contrôler la valeur et la sensibilité de notre méthode.

1. — Traitement de l'extrait et chromatographie

PRÉCAUTIONS GÉNÉRALES.

Afin d'éliminer toute trace de produit chimique ou de substance de croissance qui pourrait interférer d'un essai à l'autre, nous avons été amené à adopter la méthode suivante pour le nettoyage de la verrerie (verrerie Pyrex pour la totalité des manipulations).

On effectue d'abord un dégraissage à l'aide d'un produit détergent en solution dans l'eau chaude. On rince ensuite à l'eau ordinaire. Puis on fait tremper la verrerie pendant 24 heures dans du mélange sulfo-chromique (60 g de bichromate de potassium en solution dans un litre d'acide sulfurique dilué de moitié). Après cette opération, la verrerie est rincée successivement à l'eau ordinaire, puis à l'eau déminéralisée, enfin à l'eau distillée. Les flacons utilisés pour l'extraction sont finalement rincés à l'éther.

Les solutions employées lors des essais sont préparées à partir d'eau distillée dans un appareil en verre Pyrex.

Les produits chimiques utilisés dans nos travaux sont des produits purs de la qualité R. P. En particulier, l'éther éthylique R. P. que nous avons employé est garanti sans peroxyde et nous n'avons jamais utilisé d'éther récupéré.

Préparation du matériel végétal.

Nous avons travaillé essentiellement avec du matériel frais. Presque tous nos travaux ont porté sur des embryons bien formés, au repos ou en début de germination. L'ensemble de l'embryon (plantule et cotylédons) est coupé en lamelles à l'aide d'un couteau inoxydable et ces lamelles sont rapidement jetées dans un flacon contenant de l'éther éthylique. On utilise en moyenne 30 cc d'éther pour 10 à 15 g de matière fraîche (20 embryons).

Extraction proprement dite.

L'éther éthylique est le solvant des hormones de croissance le plus couramment utilisé dans tous les laboratoires. C'est pourquoi nous l'avons adopté. De plus, il ne permet pas l'extraction des acides aminés qui agissent sur le test biologique. Enfin, il n'est pas miscible à l'eau et cette propriété est à nos yeux un avantage que ne possèdent pas de nombreux autres solvants des auxines.

L'extraction par l'éther est effectuée à l'obscurité, à une température de +2°C. Dans ces conditions, l'oxydation du matériel et l'activité des diastases sont très réduites, sans toutefois être nulles. Seules les hormones à l'état libre sont extraites.

Afin de parfaire l'extraction des substances de croissance, l'éther est renouvelée deux fois, au bout de 24 heures et de 48 heures, dans la même proportion.

Les trois fractions de 30 cc d'éther ainsi obtenues constituent l'extrait global qui contient des substances acides et des substances neutres ou basiques.

Séparation et purification des substances acides.

Nous avons adopté la méthodes la plus couramment employée pour isoler les substances acides. L'extrait éthéré est traité par une solution aqueuse de carbonate de sodium. Les substances acides passent dans la solution aqueuse sous forme de sels de sodium, tandis que les substances non acides, les pigments et les matières grasses restent dans l'éther. En opérant ensuite une acidification de la solution de carbonate, on libère les hormones acides que l'on extrait à nouveau par de l'éther.

Voici le détail de la méthode. L'extrait global, soit 90 cc d'éther, est placé dans une ampoule à décantation. On ajoute 10 cc d'une solution aqueuse de carbonate de sodium, à moitié saturée, et on agite. Après la décantation des phases éthérée et aqueuse, celle-ci, qui contient les hormones acides sous forme de sels de sodium, est soutirée. Pour libérer les auxines, on acidifie ensuite par de l'acide chlorhydrique N jusqu'à pH = 4, contrôlé à l'aide de papier imbibé d'un indicateur universel de pH.

Les substances acides sont extraites de cette solution acide par trois fractions successives de 50 cc d'éther. Cet extrait éthéré est déshydraté par du sulfate de sodium

anhydre (environ 5 g), puis concentré à quelques centimètres cube par évaporation. L'évaporation de l'éther est effectuée au-dessus d'un réchaud électrique sous vide partiel afin de diminuer les risques d'explosion.

On obtient ainsi la fraction acide des substances régulatrices de croissance que l'on a extraites.

Séparation et purification des substances non acides.

Nous savons que la phase éthérée, à la suite du traitement par la solution de carbonate de sodium, contient les pigments, les matières grasses et les substances de croissance non acides : neutres et basiques.

Les pigments sont peu abondants dans nos extraits, puisque le matériel végétal que nous étudions est surtout constitué de graines ; ils ne nous ont donc pas causé de difficultés. Par contre, la présence de matières grasses provenant des réserves lipidiques nous a beaucoup gêné la première année. A la suite d'une communication orale de J. P. Nitsch en 1954, nous avons essayé la technique de séparation des lipides qu'il signale dans ses publications ultérieures (70) et nous l'avons adoptée avec quelques légères modifications.

Le principe de la méthode est de traiter l'extrait par un mélange d'acétonitrile et d'hexane, après l'évaporation de l'éther. Les matières grasses restent en solution dans l'hexane, tandis que les hormones passent en solution dans l'acétonitrile. Nitsch indique qu'avec cette méthode l'indol acétonitrile, l'indol acétate d'éthyle et l'acide indol acétique lorsqu'il est présent, se retrouvent en solution dans l'acétonitrile.

La méthode que nous avons utilisée est la suivante. Après la séparation des hormones acides, l'extrait éthéré est évaporé sous vide. Lorsque tout l'éther est volatilisé, il reste un résidu huileux qui est traité deux fois par 10 cc d'acétonitrile. La fraction d'acétonitrile, contenant quelques lipides, est dégraissée par une agitation en présence de 20 cc d'hexane. Après décantation, l'acétonitrile contenant les substances de croissance est évaporé à sec, sous vide afin de ne pas atteindre une température trop élevée, puis repris par quelques centimètres cube d'éther. La température n'excède pas 80° dans cette opération.

On obtient ainsi la fraction neutre des substances régulatrices de croissance que l'on a extraites.

Cas particulier des extraits riches en pigments.

Lorsque l'on part d'un matériel végétal riche en chlorophylle et en caroténoïdes, l'extrait contient beaucoup de pigments et ceux-ci perturbent par leur présence les opérations ultérieures, en particulier la chromatographie. Il est alors nécessaire de les éliminer.

Nous n'avons étudié qu'un petit nombre d'extraits contenant des pigments. Aussi nous avons adopté une méthode d'élimination de la chlorophylle dérivée de celle qu'utilise Luckwill lorsqu'il travaille avec des feuilles de pommier.

L'extrait éthéré primitif est additionné d'eau. Puis l'éther est évaporé complètement. Les substances de croissance passent en solution dans l'eau tandis que la chlorophylle précipite. Après avoir éliminé ce précipité par filtration, on reprend

plusieurs fois l'eau par de l'éther. Les substances de croissance passent alors dans l'éther et on est ramené à la méthode précédente. Les substances acides sont séparées par une solution de carbonate de sodium, la phase éthérée contient les substances neutres, et il est le plus souvent inutile de la traiter par l'acétonitrile et l'hexane pour éliminer les lipides. Il est bien rare que le matériel végétal soit à la fois riche en lipides et riche en chlorophylle.

Cette méthode est efficace pour l'élimination de la chlorophylle, mais nous ne savons pas l'importance des pertes en substances de croissance qu'elle entraîne.

Chromatographie de partage sur papier.

Pour des raisons de commodité, nous avons choisi la chromatographie ascendante de préférence à la chromatographie descendante. La cuve à chromatographie, équipée au laboratoire, est un aquarium ayant les dimensions suivantes : hauteur 26 cm, longueur 29 cm, largeur 21 cm. Cette cuve est placée dans une étuve réglée à la température de 20°C et elle n'est pas éclairée directement par la lumière du jour ni par le soleil. Les conditions de travail sont donc relativement constantes, ce qui est essentiel.

Le papier utilisé pour la chromatographie est du papier Whatman n° 1. Avant de l'utiliser, on le nettoie et on le débarrasse des impuretés en le faisant parcourir entièrement par le solvant.

Nous avons choisi le solvant le plus couramment employé, celui de Stowe et Thimann qui est préparé pour chaque chromatographie. Sa formule est la suivante :

alcool isopropylique	80 cc
ammoniaque à 26 p. 100 de NH_3 (25 °B)	10 cc
eau	10 cc

Nous utilisons ce solvant aussi bien pour la chromatographie de la fraction acide que pour celle de la fraction neutre des substances de croissance.

La solution éthérée de substances de croissance est déposée sur le papier à l'aide d'une micropipette, de façon que la tache initiale soit aussi petite que possible. On favorise l'évaporation de l'éther en opérant au-dessus d'un bain de sable dont le chauffage est réglé pour que la température du papier ne dépasse pas 50°C. Chaque tache initiale correspond à l'extrait de 10 embryons, soit 7 à 8 g de matière fraîche.

Sur la feuille de papier, les différentes taches initiales sont distantes de 30 mm. Elles sont placées à 20 mm de la base.

Afin de contrôler la régularité de la chromatographie, une tache témoin est faite avec 10 γ d'acide indol acétique en solution alcoolique.

Lorsque tous les extraits ont été déposés sur la feuille de papier, celle-ci est rangée en attente pendant une nuit à l'abri de la lumière. Une légère oxydation est à craindre mais nous avons préféré opérer ainsi plutôt que de placer la feuille de papier dans la cuve à chromatographie pendant plusieurs heures en la laissant s'imbiber des vapeurs du solvant. En effet, la présence d'ammoniaque peut modifier ou même détruire l'activité de certaines substances au bout de quelques heures. De plus, la cuve étant petite, l'atmosphère interne est très vite en équilibre une fois que le papier y est introduit.

Pour réaliser la chromatographie, la feuille de papier est placée à l'intérieur de

la cuve, les taches initiales vers le bas et la base du papier trempant dans le solvant. On ferme la cuve afin d'opérer en atmosphère confinée et le solvant parcourt le papier de bas en haut (chromatographie ascendante) : c'est le développement du chromatogramme.

Lorsque le front du solvant a parcouru 15 cm à partir du centre des taches initiales, ce qui demande environ 5 heures, la feuille de papier est retirée de la cuve et mise à sécher horizontalement au-dessus d'un bain de sable réglé comme précédemment pour que la température ne dépasse pas 50°C.

En traversant la tache initiale, le solvant entraîne les substances contenues dans cette tache et celles-ci migrent plus ou moins rapidement selon leur nature chimique, c'est-à-dire qu'elles se localisent entre la tache initiale et le front du solvant.

La position d'une substance chimique sur un chromatogramme est repérée par le rapport entre la distance parcourue par cette substance depuis la tache d'origine et la distance parcourue par le front du solvant depuis cette même tache. Ce rapport est désigné par l'appellation Rf (Ratio front). Il caractérise la substance en question dans des conditions déterminées de chromatographie : température, éclairement, dimensions de la cuve, qualité du papier, nature du solvant.

Nous avons donc maintenu aussi constantes que possible pendant plusieurs années les conditions de la chromatographie. Malgré ces précautions, quelques variations furent constatées dans le comportement de l'acide indol acétique témoin. Dans nos conditions de travail, l'acide indol acétique se place le plus souvent au Rf 0,50, mais il nous est arrivé très exceptionnellement de le trouver au Rf 0, 70,en particulier lorsque la température du laboratoire dépassait 25°C.

La plupart des auteurs indiquent que l'acide indol acétique a un Rf de 0,35 avec le même solvant que celui que nous utilisons. Cette différence avec nos propres résultats tient vraisemblablement à la nature des produits chimiques et en particulier à la concentration de l'ammoniaque.

La séparation des auxines acides et neutres est plus ou moins absolue suivant les cas. En utilisant une solution de bicarbonate de sodium, CARTWRIGHT, SYKES et WAIN (19) retrouvent intégralement l'acide indol acétique dans la fraction acide et la majorité de l'indol acétonitrile dans la fraction neutre mais une proportion non négligeable d'indol acétonitrile peut être mise en évidence dans la fraction acide.

II. Examen des chromatogrammes

Bien que la meilleure méthode pour déceler la présence de substances de croissance sur un chromatogramme soit l'adoption de tests biologiques, nous avons utilisé également l'examen en lumière ultra-violette et le traitement par un réactif spécifique.

EXAMEN EN LUMIÈRE ULTRA-VIOLETTE.

L'examen en lumière ultra-violette de longueur d'onde 3655 Å a pour objet de repérer l'emplacement de substances fluorescentes et de noter la nature de leur fluorescence. C'est une méthode peu précise en ce qui concerne les substances de croissance mais qui est utile pour déceler des corps très fluorescents, pour repérer très

exactement le niveau atteint par le front du solvant et pour déterminer l'axe exact de chaque chromatogramme.

L'examen en lumière ultra-violette est effectué rapidement et aucune destruction d'auxine n'est à craindre.

Emploi de réactifs chimiques spécifiques.

La plupart des substances de croissance identifiées dans les extraits végétaux renferment un noyau indol. Aussi la majorité des auteurs cherchent-ils à mettre en évidence sur les chromatogrammes des substances à noyau indol par un traitement à l'aide d'un réactif spécifique des composés indoliques.

Deux solutions peuvent être utilisées avec le même succès : le réactif d'Ehrlich à base de diméthyl-para-amino-benzaldéhyde (0,5 g dans 100 cc d'alcool éthylique acidifié par 1 cc d'acide chlorhydrique concentré) et le réactif de Salkowski à base de chlorure ferrique.

C'est ce dernier réactif que nous avons employé dans nos essais et nous avons choisi parmi les nombreuses variantes qui existent la formule suivante :

chlorure ferrique Cl_3Fe 0,05 M	5 cc
acide perchlorique ClO_4H à 5 p. 100	50 cc

Le réactif est pulvérisé très finement sur le chromatogramme, puis celui-ci est placé dans une étuve pendant quelques minutes, à une température de 105°C qui développe la réaction. A la suite de ce traitement, les corps à noyau indol présentent des colorations particulières. L'acide indol acétique se colore en rose et des quantités inférieures au gamma peuvent être décelées au moyen de ce réactif.

Cette méthode n'a pas de valeur universelle. Elle est limitée par le fait que de très nombreuses substances à noyau indol n'ont pas d'activité auxinique et par le fait que certaines substances de croissance ne se colorent pas. En fait, le réactif de Salkowski sert principalement à rechercher l'acide indol acétique.

Analyse du chromatogramme par le test biologique « Élongation de fragments de coléoptiles d'avoine ».

Le principe de la méthode est le suivant. Le chromatogramme est découpé en 10 parties égales placées chacune pendant quelques heures dans un milieu liquide avec des fragments de coléoptile d'avoine. Les coléoptiles s'allongent plus ou moins, en fonction de la nature et de la concentration des substances présentes sur le chromatogramme ; on peut considérer ce test comme quantitatif. Il est sensible à la fois aux substances excitatrices de l'élongation des cellules et à celles qui la gênent : en effet, le coléoptile renfermant lui-même des traces d'auxine (auxine résiduelle) qui lui permettent naturellement de s'allonger, on peut mettre en évidence les substances inhibitrices qui freinent cet allongement. C'est la méthode universellement répandue pour les études concernant les substances de croissance.

On la pratique dans des chambres conditionnées où la température et l'hygrométrie sont constantes. Ne disposant pas nous-même d'une telle chambre, nous en avons réalisé les conditions dans notre laboratoire en adaptant la technique. Nous dispo-

sions d'une chambre obscure et d'une étuve bactériologique dont la température était réglée avec précision à 25°C par un thermomètre à contact et dans laquelle était installée une ampoule à lumière rouge.

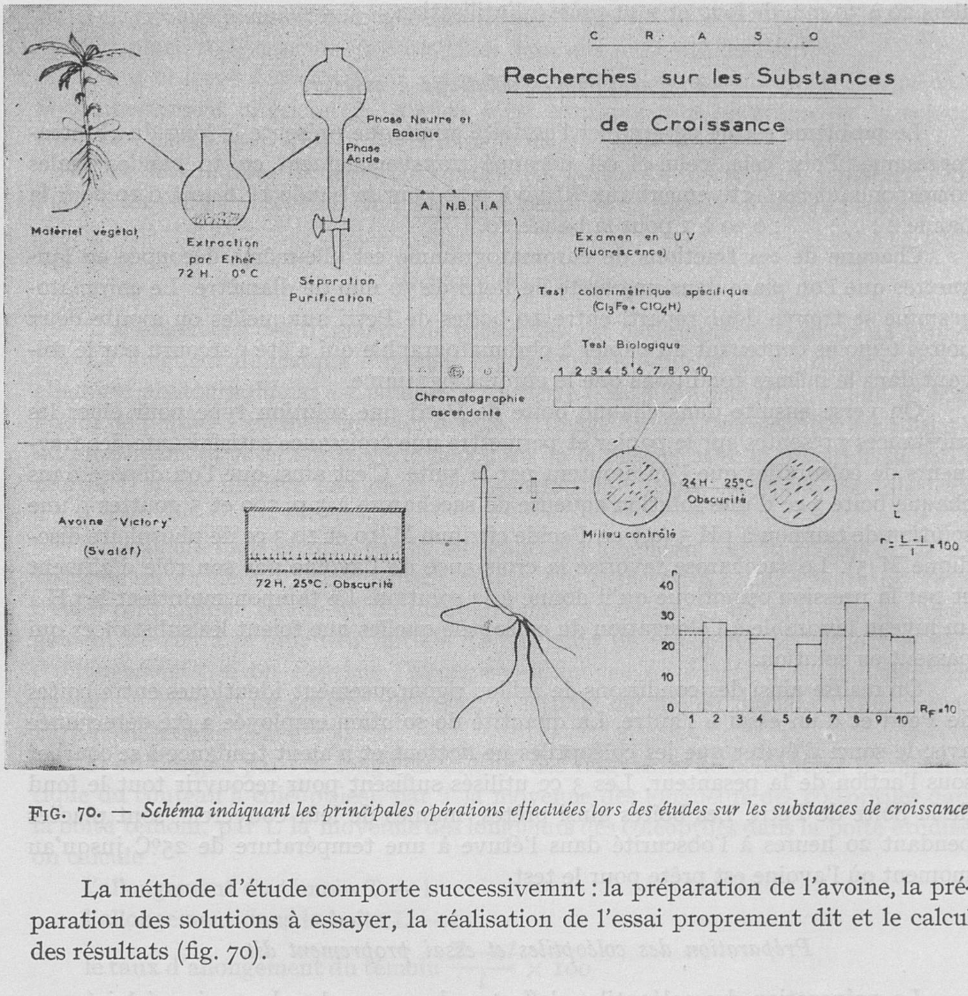


FIG. 70. — *Schéma indiquant les principales opérations effectuées lors des études sur les substances de croissance.*

La méthode d'étude comporte successivemnt : la préparation de l'avoine, la préparation des solutions à essayer, la réalisation de l'essai proprement dit et le calcul des résultats (fig. 70).

Préparation de l'avoine.

Les grains d'avoine, de la variété Victory, sont procurés chaque année par l'Institut de phytogénétique de Svalöv (Suède) et sont conservés en chambre froide. Après quelques heures de gonflement dans l'eau, les grains sont mis à nu par un décorticage à la main et triés avec soin. On ne conserve que les gros grains bien formés et on les range dans un cristallisoir sur une couche de gélose à 0,8 p. 100 solidifiée. On met ainsi en germination 400 à 500 grains dans un cristallisoir de 30 cm de diamètre. Celui-ci est recouvert d'une feuille de polyéthylène, bien fixée sur les bords par des rubans élastiques, puis il est placé dans l'étuve à 25°C à l'abri total de la lumière du jour. On réalise ainsi très facilement les ocnditions d'humidité maximale et cons-

tante nécessaires à la bonne germination de l'avoine et à son homogénéité. On maintient une lumière rouge pendant les 48 premières heures afin de limiter le plus possible la croissance du mésocotyle, ce qui permet d'obtenir un coléoptile rectiligne. La germination se poursuit à l'obscurité pendant encore 24 heures. Les coléoptiles atteignent alors 20 à 30 mm de long et sont prêts à l'utilisation.

Préparation des solutions à essayer.

Le problème est de déterminer l'activité auxinique présente le long du chromatogramme. Pour cela, celui-ci est découpé transversalement en 10 bandes égales correspondant respectivement aux Rf : 0 à 0,10 pour la bande 1 ; 0,10 à 0,20 pour la bande 2 ; ; 0,90 à 1 pour la bande 10.

Chacune de ces fractions de chromatogramme est elle-même découpée en languettes que l'on place dans une boîte de Petri de 50 mm de diamètre. Le chromatogramme se trouve donc réparti entre 10 boîtes de Petri auxquelles on ajoute deux boites témoins contenant du papier à chromatographie qui a été parcouru par le solvant dans le mêmes conditions que le chromatogramme.

On verse ensuite dans chaque boite de Petri une solution type pour éluer les substances présentes sur le papier et permettre une croissance satisfaisante des fragments de coléoptiles que l'on ajoutera par la suite. C'est ainsi que l'on dépose dans chaque boite 3 cc d'une solution aqueuse de saccharose à 3 p. 100 et 5 gouttes d'une solution de tampon à pH 5 (9,7 cc d'acide citrique M/10 et 10,3 cc de phosphate disodique M/5). Le saccharose favorise la croissance de l'avoine par son rôle d'aliment et par la pression osmotique qu'il donne à la solution. Le tampon maintient le pH à un niveau favorable à l'élongation du coléoptile quelles que soient les substances qui passent en solution.

On réalise ainsi des conditions de milieu rigoureusement identiques entre boîtes de Petri et d'un essai à l'autre. La quantité de solution employée a été déterminée avec le souci d'éviter que les coléoptiles ne flottent et n'aient tendance à se courber sous l'action de la pesanteur. Les 3 cc utilisés suffisent pour recouvrir tout le fond de la boîte de Petri. Les boîtes ainsi prêtes, munies de leur couvercle, sont placées pendant 20 heures à l'obscurité dans l'étuve à une température de 25°C jusqu'au moment où l'avoine est prête pour le test.

Préparation des coléoptiles et essai proprement dit.

La préparation des coléoptiles s'effectue dans une chambre noire, éclairée par une lumière rouge, précaution indispendable car les coléoptiles sont très sensibles à l'action de la lumière du jour qui supprime leur faculté de réaction. L'appareil utilisé pour couper les coléoptiles à la longueur voulue a été construit au laboratoire. Il comprend deux lames de rasoir mécanique, séparées par une plaque de bois de 5 mm d'épaisseur sur laquelle elles sont fixées à l'aide de vis. L'écartement des deux tranchants de lame est en moyenne de 5,5 mm.

Les germes d'avoine sont prélevés dans le cristallisoir en éliminant les plus grands et les plus petits. On les aligne par groupes de cinq sur une plaque de liège. A l'aide de l'appareil ci-dessus manipulé à la main, on tranche les coléoptiles à une distance de 2 à 3 mm de leur extrémité. Cette extrémité est rejetée tandis que les cinq fragments

de coléoptiles ainsi découpés par les deux lames sont placés rapidement dans une des boîtes de Petri de l'essai. Il est inutile de retirer la portion de feuille qui se trouve à l'intérieur du coléoptile car elle est absolument sans action sur la sensibilité du test. Un seul fragment est prélevé par coléoptile, ce qui permet de travailler avec un matériel physiologiquement homogène au départ.

On place 10 fragments de coléoptiles dans chaque boîte de Petri.

On a observé des variations assez importantes d'un cristallisoir à l'autre dans le comportement ultérieur de l'avoine, c'est pourquoi tous les segments de coléoptiles d'un même essai sont prélevés dans le même cristallisoir.

Une fois munies de leurs coléoptiles, les boîtes de Petri sont replacées dans l'étuve à 25°C à l'obscurité. On les y laisse pendant 24 heures, durée de l'essai.

Obtention des résultats.

L'allongement des fragments de coléoptiles est déterminé au bout de 24 heures. La longueur de chaque fragment est mesurée à l'aide d'un microscope dont la chambre photographique est équipée d'un verre dépoli (format 9 × 12 cm) et dont l'optique permet l'examen en macroscopie. L'image de chaque coléoptile est projetée au grossissement X 12 sur le verre dépoli où on la mesure avec la précision du millimètre. L'erreur relative lors de la mensuration de chaque coléoptile est inférieure à 1 p. 100.

On calcule dans chaque cas la moyenne des longueurs des 10 coléoptiles d'une boîte et on en déduit l'allongement moyen qui caractérise chaque boîte de Petri, c'est-à-dire chaque bande du chromatogramme à étudier. Si on rapporte cet allongement moyen à la longueur initiale du fragment de coléoptile, on obtient le taux d'allongement ; si on exprime l'allongement moyen en fonction de l'allongement moyen du témoin, on obtient un indice d'activité calculé en prenant l'allongement moyen du témoin égal à 100.

Si on désigne par l la longueur initiale des fragments de coléoptiles (caractéristique du couteau à coléoptiles), par T la moyenne des longueurs des coléoptiles dans la boîte témoin, par L la moyenne des longueurs des coléoptiles dans la boîte étudiée, on calcule :

l'allongement du témoin $T - l$

l'allongement dans la boîte $L - l$

le taux d'allongement du témoin $\frac{T - l}{l} \times 100$

le taux d'allongement dans la boîte $\frac{L - l}{l} \times 100$

l'indice d'activité dans la boîte par rapport au témoin $\frac{L - l}{T - l} \times 100$

Ce dernier indice peut également être calculé en effectuant le rapport des taux d'allongement dans la boîte et dans le témoin.

Suivant les essais, nous avons observé des taux d'allongement du témoin variant de 20 à 30 p. 100 sans qu'il soit possible d'expliquer ce phénomène.

Les résultats seront exprimés en indices d'activité, le témoin ayant par définition l'indice 100. On déduit de ce mode de calcul qu'un indice d'activité inférieur à 100 indique la présence d'une substance inhibitrice qui gêne l'allongement des

coléoptiles, tandis qu'un indice supérieur à 100 indique la présence d'une substance excitatrice.

Calcul d'erreur.

Pour connaître le degré de précision de nos conditions de travail, nous avons été amené à effectuer un calcul biométrique, dans le but de déterminer l'importance de l'erreur expérimentale et les limites de la signification pour la probabilité P = 0,05.

Nous prenons ici pour exemple les observations de l'essai 99, réalisé en mars 1958. Les nombres indiqués correspondent à la longueur des coléoptiles, mesurée au grossissement 12.

Longueur de la section de coléoptile au début de l'essai : 61,4

Mensurations individuelles dans les deux boîtes témoins :

Boîte T1	Boîte T2
79	74
75	75
73	80
76	74
77	75
79	74
84	75
75	76
76	77
76	75

Le calcul biométrique aboutit aux résultats suivants :

nombre total d'observations	20
somme des observations	1 525
moyenne des observations	76,2
somme des carrés	116 407
somme des carrés des écarts par rapport à la moyenne	126
variance d'une observation 126 : 19	6,63
variance d'une moyenne de 10 observations	0,663
erreur sur une moyenne de 10 observations	0,81

La détermination de la plus petite différence significative avec le témoin peut être calculée par des méthodes diverses. Nous avons pu vérifier que les variances des moyennes avaient des valeurs très voisines. Aussi peut-on adopter le test *t*.

La valeur limite de *t* pour 20 observations (18 degrés de liberté) et P = 0,05 est : 2,101. On calcule alors la plus petite différence significative par la formule :

$$X = 2{,}101 \times \sqrt{2 \times 0{,}663}. \quad X = 2{,}42 \text{ que l'on arrondit à } 2{,}5.$$

Les boîtes de Petri dont la longueur moyenne des 10 coléoptiles
est inférieure à 76,2 — 2,5 = 73,7
ou supérieure à 76,2 + 2,5 = 78,7
peuvent donc être considérées comme contenant une substance excitatrice ou inhibitrice.

La tranformation de ce résultat en fonction de l'accroissement du témoin donne comme limites des indices d'activité 100 ± 17, soit 83 et 117. Des indices d'activité compris entre ces deux valeurs 83 et 117 ont beaucoup plus de chances de correspondre à l'erreur d'expérimentation qu'à la présence de substances faiblement inhibitrices ou faiblement excitatrices.

Bien que dans l'ensemble des essais nous ayons procédé à plusieurs répétitions

complètes (de deux à cinq), ce qui augmentait notablement la précision de nos travaux, nous avons conservé les limites de signification ci-dessus : 100 ± 17. C'est elles qui sont représentées sur les graphiques par deux lignes pointillées.

Dans l'étude chromatographique, les substances que nous avons mises en évidence sont caractérisées par leur Rf. Celui-ci correspond aux conditions dans lesquelles le Rf de l'acide indol acétique serait de 0,50. Une conversion a parfois été nécessaire.

III. Controle de la méthode d'étude

Nous avons contrôlé notre méthode d'étude en faisant subir à une solution connue d'acide indol acétique tous les traitements qu'elle comporte : séparation de la fraction acide, reprise par l'éther après acidification, évaporation sous vide, chromatographie. En révélant le chromatogramme par le réactif de Salkowski et en le comparant à un chromatogramme témoin d'une même quantité d'acide indol acétique n'ayant pas subi de traitement, nous avons pu constater qu'il n'y avait pas eu de pertes importantes. La surface de la tache et l'intensité de la coloration rose sont sensiblement les mêmes dans chaque cas. Le Rf n'est pas modifié par l'extraction.

Cette vérification indique que la méthode de purification utilisée donne satisfaction au point de vue chimique.

D'autre part, un test biologique effectué avec un chromatogramme d'acide indol acétique montre que l'activité de l'acide indol acétique n'est pas affectée par la chromatographie.

En ce qui concerne le test « élongation des coléoptiles d'avoine », nous avons vérifié chaque année sa sensibilité en mesurant l'importance de la réaction en fonction de la concentration pour deux substances de croissance : l'acide indol acétique et l'acide indol butyrique. On sait que cette réaction est reliée directement au logarithme de la concentration jusqu'à une valeur optimale de celle-ci. En utilisant de l'acide indol acétique et de l'acide indol butyrique à des concentrations variant de 0,01 mg/l à 100 mg/l et en effectuant l'essai en milieu saccharosé et tamponné dans des conditions normales, nous avons obtenu les résultats suivants :

	Témoin	Acide indol acétique en mg/l				
	0	0,01	0,1	1	10	100
Taux d'allongement par rapport à la coupe	29	32,3	78,2	115	96	42
Indice d'activité	100	111	220	400	332	145

	Témoin	Acide indol butyrique en mg/l				
	0	0,01	0,1	1	10	100
Taux d'allongement par rapport à la coupe	29	27,1	49,2	87	79	27,3
Indice d'activité	100	93	169	300	272	94

On constate que les coléoptiles doublent leur longueur en 24 heures en présence d'acide indol acétique à une concentration comprise entre 1 et 10 mg /l.

Les résultats précédents, représentés par la figure 71, correspondent parfaitement aux résultats d'autres chercheurs. Nous pouvons dès lors affirmer que l'essai biologique au cours de nos travaux est réalisé dans des conditions satisfaisantes quant à la sensibilité et à l'intensité de la réaction de l'avoine malgré l'absence de chambre conditionnée.

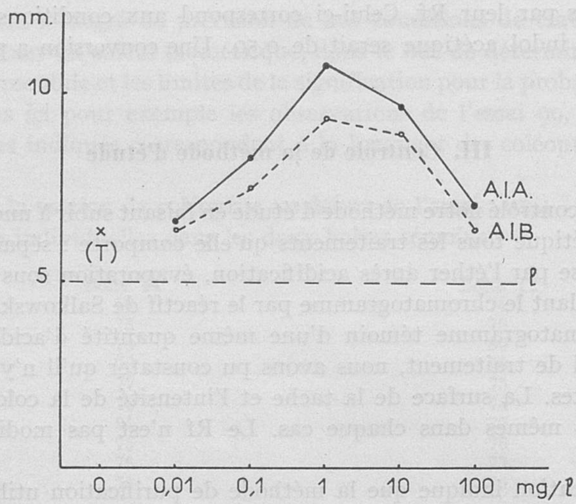


FIG. 71. — *Longueur de sections de coléoptile d'avoine en présence de différentes concentrations d'acide indol acétique (AIA) et d'acide indol butyrique (AIB). La longueur initiale l est de 5 mm.*

CHAPITRE III

ÉVOLUTION DES SUBTANCES DE CROISSANCE PENDANT LA FORMATION DE LA GRAINE

L'évolution des substances de croissance a été étudiée au cours de la formation de l'albumen et de l'embryon afin de préciser la nature des substances intervenant dans cette période de métabolisme intense. Cette évolution précède l'acquisition par l'embryon de la maturité physiologique et son passage naturel à l'état de vie latente.

Abricotier (variété Caninos)

Les essais ont été effectués chaque semaine entre le 11 mai et le 22 juin 1957, après avoir isolé l'embryon et l'avoir séparé de l'albumen et des téguments.

Vers le 15 mai, l'embryon était de petite taille. Pendant les semaines suivantes, sa croissance fut très rapide et, au début de juin, l'embryon constituait pratiquement toute la graine.

Les résultats des analyses des extraits sont rassemblés dans le tableau 42 pour l'albumen et les téguments et dans le tableau 43 pour l'embryon proprement dit.

TABLEAU 42

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'albumen et de téguments de graines d'abricotier

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										RF témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Fraction acide											
71 (11 mai) ...	114	118	107	110	137	161	102	117	135	108	0,50
72 (18 mai) ...	107	93	99	85	119	109	93	61	108	84	0,50
73 (25 mai) ...	91	91	96	87	108	109	134	79	151	97	0,50
74 (3 juin) ...	104	107	123	122	129	110	116	120	134	100	0,45
76 (15 juin) ...	95	99	95	97	100	103	97	99	96	100	0,60
78 (22 juin) ...	92	109	91	86	106	101	100	105	89	100	0,75
Fraction neutre											
71 (11 mai) ...	86	86	103	99	113	100	92	120	141	121	0,50
72 (18 mai) ...	86	88	63	93	78	84	103	108	118	100	0,50
74 (3 juin) ...	116	108	137	110	126	124	134	163	278	150	0,45
76 (15 juin) ...	107	101	91	104	108	92	94	91	107	187	0,60
78 (22 juin) ...	99	108	112	107	102	118	99	96	114	191	0,75

N. B. — Les indices d'activité expriment l'allongement des coléoptiles traités par rapport à l'allongement des coléoptiles témoins en donnant à ce dernier la valeur 100. Les nombres supérieurs à 100 indiquent la présence d'une substance excitatrice. Les nombre inférieurs à 100 indiquent la présence d'une substance inhibitrice.

TABLEAU 43

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons de graines d'abricotier

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Fraction acide										
71 (11 mai) ..	93	104	103	111	101	111	116	110	133	121	0,50
72 (18 mai) ..	94	85	86	120	85	94	88	77	97	131	0,60
73 (25 mai) ..	97	87	92	112	93	103	96	108	100	130	0,50
74 (3 juin)...	88	80	101	104	84	101	95	90	72	99	0,70
76 (15 juin)..	105	105	97	104	95	86	106	103	88	145	0,60
78 (22 juin)..	93	87	75	81	79	89	102	79	68	85	0,75
109 (29 juin 1958)	106	106	101	104	103	89	56	52	81	106	0,45
	Fraction neutre										
71 (11 mai) ..	100	125	105	89	109	113	109	118	121	156	0,50
72 (18 mai) ..	103	85	101	86	94	86	98	84	88	96	0,60
74 (3 juin)...	88	95	88	86	80	94	84	91	98	374	0,70
76 (15 juin)..	95	97	99	99	90	111	107	105	348	453	0,60
78 (22 juin)..	76	90	88	89	83	82	102	96	87	309	0,75
109 (29 juin 1958)	106	109	101	114	97	104	104	99	131	121	0,45

1. Albumen et téguments : fraction acide.

Une substance excitatrice d'activité 130-140 apparaît au Rf 0,45-0,55, c'est-à-dire dans la bande 5. Cet emplacement correspond à celui de l'acide indol acétique sur le chromatogramme témoin. De plus, le réactif de Salkowski indique une substance indolique au même Rf, présentant une coloration rose analogue à celle de l'acide indol acétique. Il y a une forte probabilité pour que l'excitateur mis en évidence ici soit effectivement l'acide indol acétique. On trouve cette substance dans les extraits effectués au mois de mai, lorsque l'activité de l'albumen est maximale, mais on ne la décèle plus en juin.

A la fin du mois de mai, dans l'essai 73, on constate la présence d'une substance acide excitatrice dans les bandes 7 et 9. La faible poussée des coléoptiles de la bande 8 peut déceler soit l'existence d'un inhibiteur qui masque l'action de l'excitateur et que l'on trouverait déjà dans l'essai 72, soit une concentration toxique de l'excitateur des bandes 7 et 9.

Dans l'essai 74, les coléoptiles se sont beaucoup plus allongés que ceux des autres essais, ce qui se traduit par des valeurs élevées des indices dans toutes les bandes. Il est difficile, dans ces conditions, de tenir compte des résultats, sauf peut-être de l'excitation observée dans la bande 9 qui rappelle celle de la même bande dans l'essai-73.

Au mois de juin, au moment où l'albumen a presque totalement disparu, il n'y a plus aucune substance excitatrice ou inhibitrice dans la fraction acide. Cependant, le réactif de Salkowski donne une coloration rouge foncé permanente au Rf 0,70–0,80 à partir de la fin du mois de mai et dans le courant du mois de juin, alors qu'on

ne peut apparemment rien déceler par le test avoine. Il ne nous a pas été possible de pousser plus loin les recherches concernant cette substance colorable par le chlorure ferrique.

2. Albumen et téguments : fraction neutre.

On a pu mettre en évidence un excitateur localisé au Rf 0,25 une fois seulement cessai 74) dans la fraction neutre de l'extrait d'albumen et de téguments. Par contre, pendant toute la période de mai et juin, on trouve au Rf 0,80 – 0,90 un excitateur qui est extrêmement actif en juin, au moment où l'albumen disparaît. L'élongation des coléoptiles est 2 à 3 fois plus importante à cet endroit que celle des témoins, puisque les indices d'activité atteignent ou dépassent 200 dans les bandes 9 et 10 des chromatogrammes. Aucune coloration particulière n'apparaît, ni à l'examen en lumière ultra-violette, ni après le traitement par le réactif de Salkowski. L'emplacement de cette substance sur la chromatogramme et la forte activité auxinique que l'on y met en évidence donnent à penser qu'il pourrait s'agir d'indol acétonitrile, mais cette hypothèse ne peut être retenue, le réactif de Salkowski ne mettant en évidence aucune substance à noyau indolique.

3. Embryon : fraction acide.

Dans la fraction acide des extraits d'embryons d'abricotier, on a trouvé une seule fois, dans l'essai 72, un excitateur localisé au Rf 0,35 (bande 4), donc moins mobile que l'acide indol acétique. On a plus souvent trouvé une auxine au Rf 0,85 – 1. Aucune de ces substances ne réagit au réactif de Salkowski.

A partir du moment où l'embryon a atteint sa taille définitive (début juin), une substance inhibitrice est mise en évidence au Rf 0,65 – 0,80. Cette substance n'est pas fluorescente et ne se colore pas à la suite du traitement par le réactif de Salkowski. Elle ne correspond à aucun acide organique courant et sa présence ne modifie pas la valeur du pH de la solution qui se maintient égal à 5.

On met en évidence par l'examen en lumière ultra-violette une fluorescence bleu vif au Rf 0,50 – 0,60 correspondant à une substance qui n'a pas d'activité sur l'allongement du coléoptile. Nous aurons à reparler de cette substance.

4. Embryon : fraction neutre.

Dans la fraction neutre des extraits d'embryons, on ne peut déceler la présence d'aucune substance inhibitrice, mais on trouve dans tous les essais une substance fortement excitatrice, localisée à proximité du front du solvant, au Rf 0,85 – 1. La réaction des coléoptiles à cette substance parvient à être aussi intense que celle que provoque l'acide indol acétique à sa concentration optimale (cœfficient 350 à 450), ce qui traduit la très grande activité de cette substance. Celle-ci est encore présente dans l'embryon au moment de la maturité du fruit. Elle n'est pas fluorescente, mais laisse une légère coloration brune à la suite du traitement par le chlorure ferrique. On peut présumer qu'il s'agit d'indol acétonitrile.

Le tableau 44 rassemble les données concernant les substances présentes dans les embryons après une dessication partielle par conservation des noyaux au laboratoire, en milieu sec.

TABLEAU 44

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons à l'état de vie latente de graines d'abricotier desséchées

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Fraction acide						
28 (nov. 1955)........	99	110	115	97	103	92	68	71	93	99	0,60
32 (janv. 1956).......	90	92	100	94	62	61	67	81	95	95	0,60
47 (nov. 1956).......	103	98	94	85	84	97	60	96	99	105	0,50
48 (nov. 1956).......	118	102	104	91	89	97	63	70	107	120	0,55
49 (nov. 1956).......	117	110	98	102	102	93	62	109	112	123	0,50
					Fraction neutre						
28 (nov. 1955)	130	109	121	110	140	99	114	109	119	110	0,60
32 (janv. 1956).......	99	92	106	92	96	97	91	99	82	89	0,60
47 (nov. 1956).......	86	97	101	92	102	90	100	100	96	100	0,50
48 (nov. 1956)·......	105	110	111	111	117	97	102	115	110	116	0,55

On constate que la substance inhibitrice acide mise en évidence précédemment est toujours présente mais que son activité inhibitrice (indice 60) s'est accrue. Son Rf varie de 0,60 à 0,75. On trouve cette substance également dans les embryons de la variété Rouge du Roussillon. Le test *Avena* ne révèle aucune autre substance.

Par contre, l'examen en lumière ultra-violette du chromatogramme de la fraction acide fait apparaître une substance de fluorescence bleu clair de Rf 0,40 – 0,55. Cette substance présente avec la scopolétine (7-hydroxy-6-méthoxy-coumarine) de très nombreuses analogies : valeur du Rf dans les conditions de l'expérience, couleur et intensité de la fluorescence. Des chromatographies comparées de scopolétine pure et d'extrait d'embryons ne permettent pas de différencier les deux corps. Il est dès lors vraisemblable que les embryons d'abricotier contiennent de la scopolétine. Cette substance, isolée dans de nombreuses plantes, n'a aucune action sur l'élongation des coléoptiles d'avoine à la concentration présente. On ne la trouve que dans les extraits d'embryons d'abricotier et elle est absente des extraits de pêcher, de prunier européen (prunier d'ente et Reine Claude), d'amandier, de prunier myrobolan et des pépins de pomme. Après traitement au chlorure ferrique, une fluorescence verte apparaît en lumière ultra-violette.

Dans la fraction neutre de l'extrait d'embryons à l'état de vie latente, aucune substance excitatrice ou inhibitrice n'est décelable avec les techniques que nous avons employées.

Pêcher (souche S. 305-1)

Les recherches concernant la présence de substances de croissance à l'intérieur de la graine au moment de sa formation ont été faites en 1958 sur le pêcher S. 305-1. La croissance de l'albumen s'est effectuée entr le 1er et le 25 juin, celle de l'embryon au début du mois de juillet.

Les extraits étudiés correspondent à la totalité de la graine : embryon, albumen, nucelle et téguments. La séparation des différents tissus s'est révélée trop difficile et trop longue et nous avons craint qu'une oxydation ne se produise lors de la préparation du matériel. En pratique, on peut considérer que nos essais ont porté surtout sur des extraits d'albumen. L'essai n° 110 correspond au début de la période de croissance rapide de l'embryon.

Les techniques ont été légèrement simplifiées lors de ces travaux : l'absence de matières grasses dans les extraits a permis d'éviter la purification par l'acétonitrile et l'hexane de toutes les fractions neutres.

Les résultats des analyses sont rassemblés dans le tableau n° 45.

TABLEAU 45

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits de graines de pêcher

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Fraction acide						
105 (31 mai). .	105	109	107	100	102	91	95	87	59	87	0,70
106 (7 juin)...	102	105	106	105	97	119	101	70	84	87	0,55
107 (14 juin)..	99	106	96	95	92	92	98	79	93	95	0,55
108 (21 juin)..	91	93	93	92	73	90	101	95	83	112	0,65
109 (29 juin)..	105	100	106	90	92	92	93	94	105	94	0,45
110 (6 juillet).	99	95	105	106	96	92	107	90	106	130	0,55
					Fraction neutre						
105 (31 mai). .	81	88	80	105	83	85	91	90	113	144	0,70
106 (7 juin)...	106	101	96	92	100	97	112	150	148	98	0,55
107 (14 juin)..	88	101	110	108	106	108	204	218	144	103	0,55
108 (21 juin)..	85	91	107	85	93	95	96	100	123	194	0,65
109 (29 juin)..	104	98	98	104	101	116	127	190	118	99	0,45
110 (6 juillet).	111	97	104	97	92	97	100	103	102	145	0,55

I. FRACTION ACIDE.

Les coléoptiles réagissent à une substance excitatrice de Rf 0,55 présente uniquement dans l'essai 106. Le réactif de Salkowski produit une coloration rose au même Rf, identique par la couleur et l'emplacement à celle qu'on obtient avec l'acide indol acétique témoin. On peut donc considérer que la substance mise en évidence est l'acide indol acétique. Par contre, dans les essais suivants, les coléoptiles ne réagissent pas, bien que le réactif de Salkowski mette en évidence de façon indubitable la présence d'acide indol acétique dans l'extrait (essais 107 et 109). Nous sommes vraisemblablement devant un cas d'inhibition de l'effet de l'acide indol acétique par une substance chimique antagoniste qu'il n'a pas été possible d'isoler.

D'autre part, nous avons observé, par examen en lumière ultra-violette, une substance fluorescente en bleu et localisée au même Rf que l'acide indol acétique. Il se pourrait qu'il s'agisse d'une substance du groupe des coumarines, dont certaines sont connues pour leur action inhibitrice de l'élongation du coléoptile d'avoine ou

pour leur action antagoniste de l'acide indol acétique. Il ne s'agit cependant pas du même corps fluorescent que celui que nous avons observé dans les extraits d'embryons d'abricotier et que nous avons assimilé à la scopolétine.

Nous trouvons encore dans la fraction acide des premiers essais (105, 106, 107) un corps inhibiteur au Rf 0,70 — 0,85 qui disparaît à la fin du mois de juin, au moment où l'albumen atteint sa demension définitive et où l'embryon va se développer.

Lorsque l'embryon atteint sa taille définitive (essai 110), il ne contient plus qu'une auxine, localisée dans la bande 10 et présente en assez faible quantité, que l'on trouve dans les deux fractions de l'extrait, acide et neutre. Il n'y a aucune trace d'inhibiteur. Cette situation se maintient jusqu'à la maturité des fruits en septembre.

2. Fraction neutre.

On met en évidence de façon certaine, dans la fraction neutre des extraits de jeunes graines de pêcher, une substance excitatrice, localisée au Rf 0,70 — 0,95, dont l'activité est importante (cœfficient 150 à 200). Une substance analogue a été trouvée dans les mêmes conditions dans les jeunes graines d'abricotier et il est peu vraisemblable qu'il s'agisse d'indol acétonitrile car la position de ce corps sur le chromatogramme dans nos conditions de travail est généralement plus proche du front du solvant.

Lorsque la graine s'est desséchée, l'arrêt du métabolisme est à peu près total et la plupart des auxines sont présentes sous une forme liée non extractible par l'éther ou inactive. Les observations concernant des embryons de pêcher provenant de graines sèches puis réhydratées pendant une nuit sont rassemblées dans le tableau n° 46.

TABLEAU 46

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits de graines de pêcher à l'état de vie latente

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Fraction acide											
21 (janv. 1955).......	91	91	90	84	80	78	55	71	77	74	—
56 (janv. 1957).......	93	93	84	79	64	88	100	89	102	117	0,45
81 (oct. 1957).......	100	99	109	99	90	105	96	83	69	94	0,65
87 (nov. 1957).......	100	115	108	110	109	87	77	110	107	108	0,45
Fraction neutre											
21 (janv. 1957).......	95	101	90	107	105	94	99	89	83	110	—
56 (janv. 1957).......	97	90	107	94	99	86	98	119	94	108	0,45
81 (oct. 1957).......	93	111	87	99	105	99	112	96	93	95	0,65

On constate ici dans la fraction acide la présence d'une substance inhibitrice dont l'activité et l'emplacement au Rf 0,55 — 0,75 correspondent à l'inhibiteur que l'on a trouvé dans les extraits d'embryons d'abricotier au repos. Cet inhibiteur ne se colore pas à la suite du traitement par le réactif de Salkowski et ne correspond pas à

une zone fluorescente sur le chromatogramme. On ne peut déceler la présence d'aucune autre substance active sur les coléoptiles. Aucune tache fluorescente n'apparaît en lumière ultra-violette sur le chromatogramme de la fraction acide. Par contre, après le traitement au réactif de Salkowski, une fluorescence verte est localisée au Rf 0,20 — 0,30.

L'extraction effectuée sur des graines sèches de pêcher sans réhydratation ne permet l'isolement ni de l'inhibiteur acide, ni de la substance qui devient fluorescente à la suite du traitement par le chlorure ferrique.

Aucun résultat significatif ne peut être déduit de l'étude de la fraction neutre des essais.

Conclusion

Nous pouvons déduire de l'interprétation des résultats précédents que les mêmes phénomènes se produisent dans les graines d'abricotier et de pêcher au moment de leur formation dans le fruit (fig. 72 à 76). Une grande activité auxinique se manifeste lors du développement de l'albumen et au début de la croissance de l'embryon. Elle est produite par une substance neutre très active localisée au Rf 0,70 — 0,95, différente de l'indol acétonitrile. Lorsque l'albumen s'accroît, on peut mettre en évidence dans la fraction acide la présence d'acide indol acétique coloré par le réactif de Salkowski et dont l'action sur les coléoptiles est gênée chez le pêcher par la présence d'une substance fluorescente. L'acide indol acétique disparaît rapidement car on

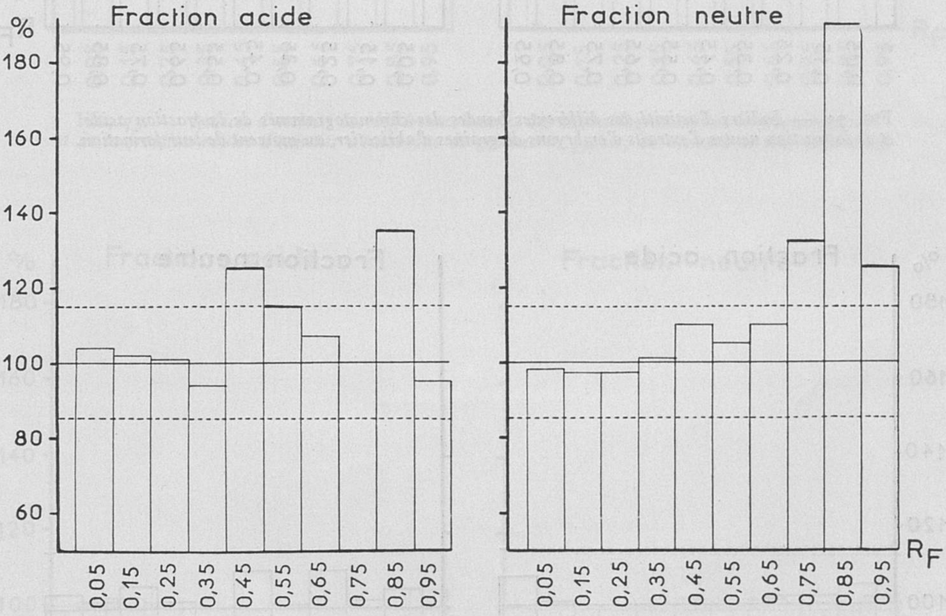


FIG. 72. — *Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'albumen et de téguments de graines d'abricotier, au moment de leur formation.* Les lignes en pointillé marquent la limite de la différence significative pour P = 0,05.

n'en trouve pratiquement plus lorsque l'albumen atteint sa taille définitive et que l'embryon se développe. L'auxine se maintient dans l'embryon en faible quantité jusqu'à la maturité du fruit.

Une substance inhibitrice acide apparaît parfois au Rf 0,70 — 0,80 pendant la formation de la graine. Par contre, lorsque l'embryon proprement dit a terminé sa formation, il contient encore des traces d'auxines (pêcher) ou bien, dans le cas de l'abricotier, une substance inhibitrice acide de Rf 0,60 — 0,75. Après la récolte des fruits, lorsque l'embryon de dessèche, cet inhibiteur acide s'accumule, aussi bien chez l'abricotier que chez le pêcher, phénomène qui coïncide avec la disparition totale de l'auxine neutre.

Les embryons, à l'état de vie latente à la suite d'une déshydratation partielle, ne renferment plus qu'une hormone : la substance inhibitrice acide. Celle-ci rappelle l'inhibiteur β qui est signalé dans de nombreux extraits de végétaux.

Enfin, nous avons mis en évidence l'existence d'une substance fluorescente, présente uniquement dans l'espèce *Prunus armeniaca* (abricotier) et montrant de nombreuses analogies avec la scopolétine.

CHAPITRE IV

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE PENDANT LA POST-MATURATION DE L'EMBRYON PAR LE FROID

Nos études se rapportent à des embryons d'abricotier, de pêcher et de prunier européen placés dans des conditions déterminant leur post-maturation.

Abricotier

On sait que les embryons d'abricotier, maintenus à l'état de vie latente, renferment une substance inhibitrice acide, de Rf 0,65 dans nos conditions de travail. De plus, aucune auxine n'est présente ni dans la fraction acide ni dans la fraction neutre.

Des graines dont l'embryon possède ces caractéristiques sont placées dans du sable humide à une température de + 1 à + 3°C. Pendant cette exposition au froid, la post-maturation de l'embryon s'effectue progressivement. Elle est acquise totalement au bout de 60 jours environ pour l'abricotier et un traitement supplémentaire est sans effet sur le comportement des jeunes plants.

Nous avons tenté de suivre les processus de la post-maturation en mettant en évidence les modifications qui interviennent parmi les substances de croissance au fur et à mesure qu'augmente la durée de l'exposition à une basse température. Pour cela, nous avons prélevé des embryons qui étaient soumis au froid à l'intérieur du noyau depuis des durées de 15 jours, 30 jours, 45 jours, 60 jours et plus, et nous les avons analysés.

Les résultats sont récapitulés dans les tableaux 47 et 48.

1. Fraction acide.

Dans la fraction acide, l'inhibiteur de Rf 0,65 se maintient très actif au début de la stratification. Son activité diminue au bout de 30 jours (indice 75) pour ne laisser que des traces ou disparaître dans les embryons stratifiés pendant 45 jours ou plus. Les traces d'une auxine peuvent être décelées au Rf 0,85 ; l'activité observée est à la limite du seuil de signification.

2. Fraction neutre.

Dans la fraction neutre, aucune activité n'est mise en évidence pendant les premières semaines du traitement. Après 45 jours de stratification, on voit apparaître une auxine d'activité moyenne (indice 120 à 140) au Rf 0,70 — 0,85. Cette substance

TABLEAU 47

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons d'abricotier stratifiés pendant 15, 30, 45 et 60 *jours*

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Stratification de 15 jours						
34 (janv. 1956)	82	92	79	89	79	70	36	65	84	97	0,65
51 (déc. 1956).	107	105	103	93	89	90	70	59	97	105	0,50
					Stratification de 30 jours						
17 (déc. 1954).	99	79	70	74	101	123	80	75	98	94	0,60
30 (déc. 1955).	98	84	—	106	115	92	73	90	96	95	0,55
36 (fév. 1956).	94	87	101	108	92	98	93	70	96	92	0,70
					Stratification de 45 jours						
20 (déc. 1954).	99	94	104	93	106	113	78	78	91	102	0,50
31 (janv. 1956)	93	87	83	96	100	99	92	100	108	93	0,65
40 (mars 1956)	107	105	105	103	104	92	101	97	123	115	0,65
41 (mars 1956)	106	101	104	94	91	84	96	116	110	99	0,65
55 (janv. 1957)	87	86	105	86	85	89	98	95	89	88	0,45
					Stratification de 60 jours et plus						
42 (mars 1956)	83	106	80	83	88	89	108	116	105	104	0,70
43 (avril 1956)	95	95	99	91	102	90	95	99	105	104	0,65
44 (mai 1956) .	111	103	111	101	97	91	107	117	118	111	0,65

TABLEAU 48

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons d'abricotier stratifiés pendant 15, 30, 45 *et* 60 *jours*

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Stratification de 15 jours						
29 (nov. 1955)	94	104	107	99	99	105	107	113	96	88	0,55
34 (janv. 1956)	100	114	108	109	103	91	99	104	99	100	0,65
51 (déc. 1956)	101	88	93	105	106	103	112	128	96	107	0,50
					Stratification de 30 jours						
30 (déc. 1955)	101	108	94	106	105	101	101	97	111	85	0,55
36 (fév. 1956)	108	105	93	90	105	103	104	107	103	97	0,70
					Stratification de 45 jours						
20 (déc. 1954)	86	95	83	95	100	98	171	180	121	108	0,50
40 (mars 1956)	91	93	103	110	90	94	110	128	138	115	0,65
41 (mars 1956)	84	93	84	88	89	94	82	107	104	91	0,65
55 (janv. 1957)	96	104	95	101	101	99	98	129	120	95	0,45
					Stratification de 60 jours et plus						
42 (mars 1956)	96	86	89	84	85	87	113	118	106	93	0,70
43 (avr. 1956)	89	94	94	83	96	87	91	86	108	93	0,65
44 (mai 1956)	86	98	86	90	102	81	104	138	167	125	0,65

L'essai n° 44 correspond à des noyaux stratifiés pendant 120 jours.

n'est pas colorable par le réactif de Salkowski et n'est pas fluorescente. On la retrouve dans tous les extraits d'embryons stratifiés pendant 45 jours ou plus, mais sa concentration n'augmente pratiquement pas avec la durée de stratification, sauf dans les embryons soumis pendant 120 jours au froid. Ce traitement par le froid anormalement long de 120 jours (essai n° 44) semble libérer une quantité importante de cette auxine neutre.

Nous observons donc dans les embryons d'abricotier au cours de leur post-maturation la disparition progressive de l'inhibiteur acide entre le 30e et le 45e jour de stratification, tandis qu'une substance neutre excitatrice apparaît vers le 45e jour, sans s'accumuler si la stratification se poursuit (fig. 77).

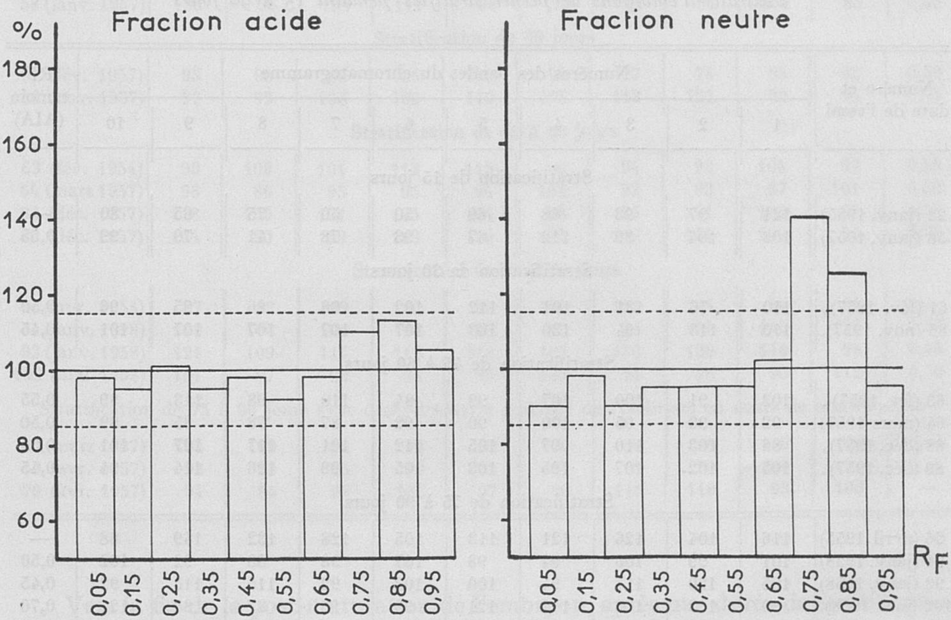


FIG. 77. — *Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons de graines d'abricotier stratifiées.*

Remarque. — Sur le chromatogramme de la fraction acide de l'essai n° 20, le réactif de Salkowski a laissé au Rf 0,55 une coloration analogue à celle que l'on obtient avec l'acide indol acétique. Il est permis de supposer que l'extrait contenait de l'acide indol acétique. Malheureusement, une répétition de l'essai avec traitement du chromatogramme par le réactif de Salkowski n'a pas permis de confirmer cette observation. De plus, les essais analogues effectués les années suivantes n'ont mis en évidence ni auxine acide ni coloration rose localisées au Rf de l'acide indol acétique.

Pêcher

Au moment de la mise en stratification des noyaux, les embryons étaient au repos à la suite d'une dessication partielle. Dans l'extrait éthéré de ces embryons au repos, nous n'avons mis en évidence qu'un inhibiteur de croissance de Rf 0,65

isolé dans la fraction acide. Aucune auxine n'existe ni dans la fraction acide ni dans la fraction neutre. On retrouve le bilan observé sur l'abricotier au repos.

La post-maturation des embryons de pêcher est plus lente que celle des embryons d'abricotier et demande environ 3 mois de traitement. Pour des raisons de commodité, nous avons divisé la stratification en trois périodes correspondant à peu près aux premier, deuxième et troisième mois d'exposition au froid. Les résultats sont rassemblés dans les tableaux 49 et 50.

TABLEAU 49

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons de pêcher stratifiés pendant 15 à 90 jours

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										RF témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Stratification de 15 jours											
22 (janv. 1955)	121	97	93	68	69	50	50	75	65	80	—
58 (janv. 1957)	103	104	99	112	87	93	78	41	79	99	0,55
Stratification de 30 jours											
61 (fév. 1957).	110	76	131	101	112	102	98	86	95	96	0,50
86 (nov. 1957).	110	113	94	130	103	107	107	107	107	101	0,45
Stratification de 45 à 60 jours											
63 (fév. 1957).	103	91	100	107	99	84	110	98	113	89	0,55
64 (mars 1957)	92	90	95	100	90	92	87	78	85	89	0,50
88 (déc. 1957).	86	103	110	97	105	112	101	117	127	101	0,50
89 (déc. 1957).	105	102	107	105	103	105	99	126	114	94	0,45
Stratification de 75 à 90 jours											
26 (avril 1955)	116	104	126	121	113	105	128	132	149	88	—
91 (janv. 1958)	101	99	100	94	98	107	98	88	92	102	0,50
93 (janv. 1958)	105	120	117	94	100	103	92	115	115	92	0,45
102 (mai 1958).	90	123	126	114	121	99	93	87	88	124	0,70
Stratification de 75 à 90 jours avec déshydratation partielle de l'embryon en cours de stratification											
67 (mars 1957)	99	82	86	108	96	90	88	103	100	104	0,55
69 (avr. 1957).	103	99	83	88	87	90	70	70	82	97	0,55
70 (avr. 1957).	99	99	105	94	87	105	88	65	74	108	—

1. Fraction acide.

Dans la fraction acide, l'inhibiteur reste présent et très actif jusqu'à 20 jours de stratification. Après 30 jours, il a pratiquement disparu, tandis qu'apparaît une auxine au Rf 0,25 — 0,35, non colorable par le réactif de Salkowski. La présence de cette auxine semble de courte durée car, vers le 50e jour de la stratification, on ne la trouve plus mais on décèle alors la formation d'une seconde auxine au Rf 0,75 — 0,85, au moins dans trois des quatre essais effectués. Cette dernière auxine reste d'activité faible et son indice ne dépasse pas 130. Elle n'est pas colorable par le réactif de Salkowski. Toute trace d'inhibiteur a disparu.

TABLEAU 50

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons de pêcher stratifiés pendant 15 à 90 jours

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Stratification de 15 jours											
22 (janv. 1955)	75	111	113	105	109	117	103	119	100	108	—
58 (janv. 1957)	196	95	89	111	98	99	91	94	104	85	0,55
Stratification de 30 jours											
61 (fév. 1957)	95	90	88	96	102	90	97	78	95	92	0,50
86 (nov. 1957)	99	99	108	100	113	105	113	101	93	94	0,45
Stratification de 45 à 60 jours											
63 (fév. 1954)	93	108	104	113	119	96	94	93	104	97	0,55
64 (mars 1957)	96	86	95	95	94	102	93	93	87	101	0,50
88 (déc. 1957)	118	105	101	105	104	98	95	101	103	98	0,50
89 (déc. 1957)	104	90	93	103	120	105	102	114	109	99	0,45
Stratification de 75 à 90 jours											
26 (avr. 1955)	87	92	99	85	89	100	115	104	84	91	—
91 (janv. 1958)	108	104	106	96	95	95	95	94	113	136	0,50
93 (janv. 1958)	121	109	115	113	113	100	130	120	116	98	0,45
102 (mai 1958)	101	97	90	95	95	105	91	96	90	112	0,70
Stratification de 75 à 90 jours avec déshydratation partielle de l'embryon en cours de stratification											
67 (mars 1957)	104	109	94	90	79	100	98	88	110	90	0,55
69 (avr. 1957)	98	93	85	—	92	84	99	90	104	82	0.55
70 (avr. 1957)	94	84	93	101	97	90	112	110	93	100	—

Vers la fin de la post-maturation de l'embryon, après une durée de stratification de 75 à 90 jours, on met en évidence deux auxines acides l'une au Rf 0,20 — 0,25, l'autre au Rf 0,75 — 0,90. Toutes deux ont une activité d'indice 120 à 130. Ces deux auxines par leur position sur le chromatogramme rappellent celles que nous avons déjà trouvées, la première après un mois de stratification et la seconde au 50e jour Elles sont maintenant présentes toutes les deux simultanément dans la fraction acide des extraits.

On observe donc dans la fraction acide la disparition rapide de l'inhibiteur puis la formation de deux auxines.

Les fractions acides des essais 67, 69 et 70 correspondant à des embryons stratifiés pendant 80 à 100 jours contiennent une substance inhibitrice très marquée (Rf 0,65 — 0,80) à la place de l'auxine que l'on a trouvée précédemment. Ce phénomène peut s'expliquer par un ralentissement du métabolisme au cours de la post maturation provoqué par une déshydratation accidentelle du milieu. Nous ne pouvons que constater et retenir ce fait qu'un arrêt du métabolisme a tendance à bloquer les auxines libres et à faire apparaître à leur place un inhibiteur.

2. Fraction neutre.

La fraction neutre des extraits est inactive sur le test « élongation des coléoptiles » pendant les 6 premières semaines de la stratification. Après 50 jours d'exposition au froid, la fraction neutre contient un excitateur faible au Rf 0,40 — 0,55, tandis

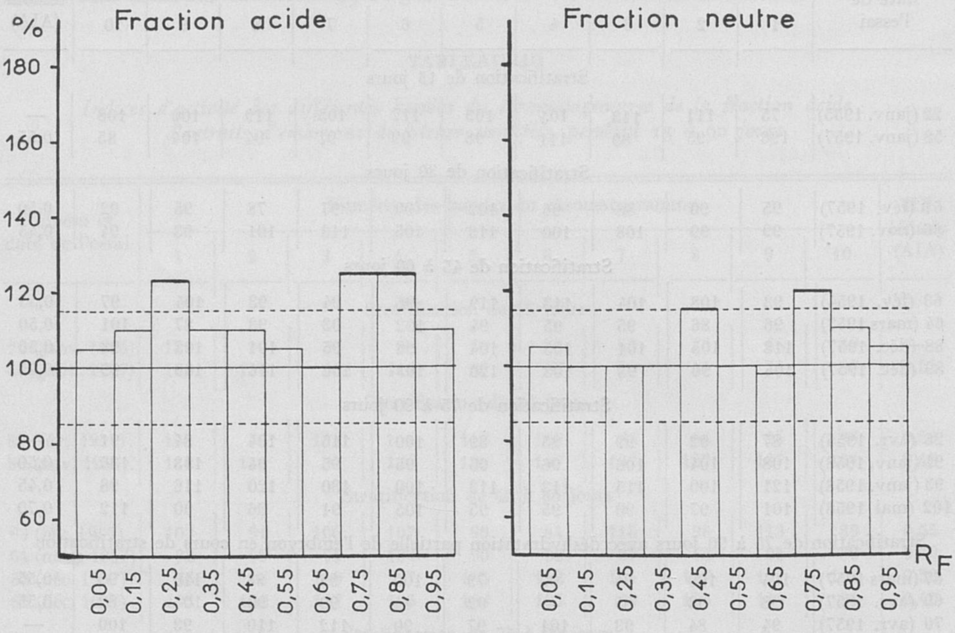


Fig. 78. — *Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons de graines de pêcher stratifiées.*

que vers la fin de la stratification, au-delà de 75 jours, on décèle une auxine localisée au Rf 0,70 — 0,95 dont l'indice d'activité est faible, variant entre 110 et 130 (fig. 78).

Prunier européen

Notre étude a porté sur des embryons de la variété Reine Claude d'Althan, souche P. 253. Les résultats sont rassemblés dans les tableaux nº 51 et nº 52.

Pendant les premières semaines de la stratification, l'embryon contient deux inhibiteurs, l'un acide localisé au Rf 0,70 — 0,80, l'autre neutre, localisé au Rf 0,30 — 0,40,. Ces deux substances ont des activités inhibitrices très voisines, d'indice 70, mais c'est la première fois que nous sommes en présence d'un inhibiteur neutre.

Pendant la seconde moitié de la stratification, on constate que l'inhibiteur acide a partiellement disparu. Deux auxines acides se forment, l'une localisée au Rf 0,20 — 0,30 mais que l'on n'isole pas régulièrement, l'autre localisée au Rf 0,75 — 0,95. Dans la fraction neutre, l'inhibiteur disparaît, tandis qu'apparaît en faible quantité une auxine de Rf 0,70 —0,90.

TABLEAU 51

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons de prunier européen stratifiés de 0 à 90 jours

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7		9	10	
	Stratification de 0 à 40 jours										
65 (fév. 1957).	100	100	94	100	91	92	77	68	92	98	0,50
69 (avr. 1957).	92	98	96	86	87	77	80	70	102	84	0,55
81 (oct. 1957).	92	95	87	82	96	86	100	88	76	77	0,65
	Stratification de 50 à 90 jours										
70 (mai 1957).	120	96	111	105	110	92	94	95	108	116	—
71 (mai 1957).	100	103	93	96	104	97	88	96	123	114	0,50
73 (juin 1957).	93	87	110	98	102	84	80	97	117	85	—
90 (déc. 1957).	101	119	92	105	105	95	95	91	119	89	0,50
93 (janv. 1958)	122	113	123	96	99	112	83	122	122	95	0,45

TABLEAU 52

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons de prunier européen stratifiés de 0 à 90 jours

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Stratification de 0 à 40 jours										
69 (avr. 1957).	94	131	90	72	106	97	90	107	89	92	0,55
81 (oct. 1597).	117	101	89	71	98	94	88	78	105	107	0,65
	Stratification de 50 à 90 jours										
70 (mai 1957).	117	106	100	100	110	92	119	108	112	113	—
71 (mai 1957).	90	92	106	104	114	107	112	117	100	104	0,50
73 (juin 1957).	102	105	103	98	95	102	97	99	124	93	—
90 (déc. 1957).	86	106	105	91	111	105	98	102	119	104	0,50
93 (janv. 1958)	113	126	112	112	101	117	103	102	112	105	0,45

Conclusion

Pendant la stratification des noyaux qui provoque la post-maturation des embryons, il se produit d'abord une disparition relativement rapide de l'inhibiteur acide qui se trouvait présent dans l'embryon. Une fois que cet inhibiteur a disparu, à une époque correspondant au tiers ou à la moitié de la durée normale de la post-maturation, il apparaît dans la fraction neutre une auxine qui se localise au Rf 0,70 — 0,85 dans l'isopropanol : ammoniaque, auxine qui est présente en quantités relativement faibles si on se réfère à son activité sur l'élongation du coléoptile d'avoine (indice d'activité 130). Cette auxine n'augmente pas en quantité alors que la post-

maturation se poursuit. L'inhibiteur neutre que l'on rencontre dans le prunier disparaît également.

Cette disparition du ou des inhibiteurs et cette apparition d'une auxine neutre sont les phénomènes les plus marquants observés pendant la stratification. En outre, on peut affirmer l'apparition en petites quantités d'autres auxines.

En particulier, on trouve dans l'abricotier, le pêcher et le prunier européen, une auxine acide de Rf 0,85 pendant la seconde moitié de la stratification. Il est assez peu probable que cette auxine soit la même que celle qui est isolée dans la fraction neutre au même Rf. Si c'était le cas, les activités de même importance que l'on constate dans les fractions neutre et acide indiqueraient l'inefficacité de la séparation des substances acides, à moins que l'on ait affaire à une hormone parfaitement neutre. On observe souvent cependant une activité plus forte dans l'une des deux fractions.

Nous pouvons admettre alors qu'il existe dans les embryons stratifiés une auxine acide et une auxine neutre qui se localisent au même endroit du chromatogramme, environ au Rf 0,85, et qui ont à peu près la même activité auxinique.

De plus, chez le pêcher et le prunier, on met en évidence une auxine acide au Rf 0,25 (inférieur à celui de l'acide indol acétique 0,50) qui apparaît entre le 30e et le 50e jour de la stratification, disparaît puis réapparaît au-delà du 75e jour, c'est-à-dire en fin de stratification. Chez le pêcher, on trouve des traces d'une auxine neutre au Rf 0,50 en fin de stratification.

Les phénomènes semblent se produire de façon plus simple chez l'abricotier, où les résultats sont plus nets, que chez le pêcher et le prunier où ils sont confus et doivent être interprétés avec prudence.

CHAPITRE V

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE PENDANT LA GERMINATION

Nos travaux se rapportent à l'abricotier et au pêcher.

Abricotier

Afin d'étudier l'évolution des substances de croissance pendant les premières phases de la germination, au moment où les cotylédons présentent toute leur activité, des embryons ont été mis à germer sur un milieu gélosé stérile. Les flacons à germination ont été placés dans des conditions normales de température, à la lumière du jour. Les essais ont été effectués avec des embryons non stratifiés devant donner naissance à des plantes naines et avec des embryons soumis à une post-maturation à basse température pendant 45 jours devant donner naissance à des plantes normales.

Après 8 à 12 jours de germination, lorsque la jeune plante présente une racine de 10 à 20 mm et que les cotylédons se sont écartés, on effectue le prélèvement des cotylédons pour en faire l'extraction par l'éther. Les cotylédons sont déjà chlorophylliens ; cependant, nous n'avons pas tenté d'éliminer les pigments car nous aurions alors adopté une technique différente avec laquelle les résultats n'auraient pas eu la même valeur comparative.

Les résultats pour les divers embryons sont rassemblés dans les tableaux n° 53 et n° 54.

TABLEAU 53

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons d'abricotier non stratifiés en cours de germination

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Fraction acide						
33 (jan. 1956).	103	113	103	98	72	97	103	117	101	100	0,65
37 (fév. 1956).	91	89	92	90	77	112	97	101	90	84	0,60
49 (nov. 1956).	107	112	99	92	87	97	115	116	110	100	0,50
52 (déc. 1956).	96	94	97	92	90	91	108	98	106	101	0,50
59 (jan. 1957).	92	86	86	83	91	88	91	95	93	100	0,55
					Fraction neutre						
33 (jan. 1956).	95	96	102	97	103	107	106	144	133	113	0,65
37 (fév. 1956).	95	89	90	92	81	94	139	117	93	80	0,60
49 (nov. 1956).	102	109	105	122	97	97	109	123	114	111	0,50
52 (déc. 1956).	81	89	86	96	97	95	110	147	135	110	0,50
59 (jan. 1957).	73	93	108	94	108	110	90	123	115	117	0,55

TABLEAU 54

Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons d'abricotier stratifiés en cours de germination

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Fraction acide						
41 (mars 1956)	101	97	100	88	89	94	113	134	119	91	0,65
57_2 (déc. 1956)	92	91	100	87	91	96	99	117	83	89	0,50
57_3 (déc. 1956)	91	95	101	93	85	103	105	104	103	93	0,50
					Fraction neutre						
41 (mars 1956)	91	104	97	96	110	141	155	154	145	133	0,65
57_2 (déc. 1956)	103	101	109	89	105	108	121	105	90	87	0,50
57_3 (déc. 1956)	90	99	93	118	109	111	133	109	95	102	0,50

1. Embryons non stratifiés.

Dans la fraction acide des plants non stratifiés, on trouve un inhibiteur assez actif localisé au Rf 0,45. L'inhibiteur mis en évidence au Rf 0,60 — 0,75 dans l'embryon au repos n'apparaît plus pendant la germination. Il est vraisemblable qu'il s'est modifié pour donner le nouvel inhibiteur.

On décèle également dans cette fraction acide un excitateur au Rf 0,70 — 0,80 mais présent en très faible quantité (indice d'activité 110 à 120), à la limite du seuil de signification. Le fait qu'on retrouve cette auxine dans chacun des essais confirme son existence.

Dans la fraction neutre des plants non stratifiés, on met en évidence au Rf 0,70 — 0,85 une substance excitatrice dont l'activité moyenne atteint l'indice 135. Cette substance n'est pas colorable par le réactif de Salkowski et n'est pas fluorescente.

2. Embryons stratifiés.

Dans la fraction acide des embryons stratifiés pendant 45 jours, on décèle les traces d'un inhibiteur au Rf 0,35 et les traces d'un excitateur au Rf 0,75. Dans la fraction neutre de ces embryons stratifiés, on trouve une activité excitatrice localisée au Rf 0,60 — 0,75 et dont l'indice varie de 130 à 150. Il est possible qu'il s'agisse de la même substance que celle que nous venons de trouver dans les embryons non stratifiés en voie de germination, mais elle est ici présente en quantité plus grande. Ce fait peut s'expliquer par l'état de post-maturation de l'embryon ou par le rythme de germination plus rapide des graines stratifiées. Aucune fluorescence nouvelle n'est mise en évidence dans les extraits et l'on trouve toujours dans la fraction acide la même fluorescence bleu clair que nous avons assimilée à la scopolétine.

En plus des germinations à la lumière ordinaire, nous avons effectué quelques germinations d'embryons non stratifiés à l'obscurité totale, condition qui accélère la germination et favorise l'étiolement de l'épicotyle.

L'examen de la fraction neutre des extraits indique la présence d'un excitateur au Rf 0,70 — 0,80 identique à celui qui se forme à la lumière mais présent en quantité

moindre puisque l'on atteint seulement l'indice d'activité de 110 à 120 (limite de la signification). On peut déduire de ces observations que la lumière tend à favoriser la formation de l'auxine neutre de Rf 0,75 que l'on isole dans les embryons en germination.

TABLEAU 55

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons d'abricotier non stratifiés germant à l'obscurité

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
52 (déc. 1956).	110	105	99	94	103	104	107	112	102	88	0,50
59 (janv. 1957)	82	94	78	87	95	84	76	84	108	95	0,55

Pêcher

Des travaux analogues à ceux que nous avons effectués sur l'abricotier ont été entrepris sur le pêcher. Leur objet est de préciser le rôle que jouent les substances de croissance présentes dans les cotylédons dans certains caractères de nanisme physiologique et particulièrement le port en rosette, très marqué chez le pêcher.

Pour cela, des embryons non stratifiés de pêcher S. 305-1 ont été mis à germer dans des flacons contenant un milieu gélosé. L'extraction des substances de croissance fut effectuée à partir de très jeunes plantes, au moment où les cotylédons s'étalent et où l'épicotyle va s'allonger : la germination est à ce moment effective. Des extractions ont été également effectuées à un stade plus avancé de la germination, alors que la plante est chlorophyllienne et que la longueur des entrenœuds se détermine. Enfin, quelques flacons de germination ont été placés à l'obscurité totale afin de préciser le rôle de la lumière dans l'évolution des hormones.

Nos observations sont rassemblées dans les tableaux n° 56 et n° 57 consacrés l'un à la fraction acide des extraits, l'autre à la fraction neutre.

1. Fraction acide.

Dans les extraits des embryons qui germent à l'obscurité, on décèle la présence d'un inhibiteur peu actif correspondant par son emplacement (Rf 0,85) à l'inhibiteur que l'on a trouvé dans les embryons au repos. A la lumière, on met en évidence des traces d'inhibiteur comme précédemment, inhibiteur qui disparaît au cours de la germination, On n'en décède plus la présence dans les extraits provenant d'embryons dont la germination est avancée mais il semble y avoir dans ce cas des traces d'un inhibiteur localisé au Rf 0,35 car on trouve dans les trois essais une activité légèrement inhibitrice dans la bande 4 du chromatogramme.

Aucune substance excitatrice n'apparaît dans la fraction acide. On ne peut tenir pour réelle l'excitation observée dans la bande 6 de l'essai 60 pour la germination effectuée à l'obscurité, car on ne la retrouve pas dans l'essai 96.

Aucune nouvelle substance fluorescente n'apparaît au cours de la germination.

TABLEAU 56

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons de pêcher non stratifiés en germination

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										RF témoin (AIA)
	1	2	.3	4	5	6	7	8	9	10	
Germination à l'obscurité											
60 (fév. 1957).	109	111	107	111	128	83	76	101	80	90	0,55
96 (fév. 1958).	103	109	103	105	100	115	105	94	88	109	0,45
Germination à la lumière (début de germination)											
42 (mars 1956)	91	97	87	101	—	88	76	107	92	109	0,70
85 (nov. 1957).	95	91	78	80	97	97	88	75	100	82	0,50
94 (janv. 1958)	94	87	94	120	97	102	105	98	87	115	0,50
96 (fév. 1958).	97	101	101	105	110	106	110	101	78	84	0,45
Germination à la lumière (germination avancée)											
60 (fév. 1957).	102	93	84	104	111	110	85	114	95	122	0,55
90 (déc. 1957).	92	100	106	82	85	107	107	96	104	94	0,50
97 (fév. 1958).	102	87	88	94	100	92	92	90	96	83	0,70

TABLEAU 57

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons de pêcher non stratifiés en germination

Numéro et date de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										RF témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Germination à l'obscurité											
60 (fév. 1957).	105	116	126	115	106	89	95	127	107	107	0,55
96 (fév. 1958).	97	105	103	120	104	98	109	109	111	98	0,45
Germination à la lumière (début de germination)											
42 (mars 1956)	85	110	98	99	100	91	110	161	141	98	0,70
85 (nov. 1957).	110	106	72	92	96	100	117	123	92	95	0,50
94 (janv. 1958)	76	92	87	83	104	95	120	131	87	82	0,50
96 (fév. 1958).	108	97	109	97	96	119	117	99	103	95	0,45
Germination à la lumière (germination avancée)											
60 (fév. 1957).	110	107	109	102	88	107	98	205	185	120	0,55
90 (déc. 1957).	103	89	94	100	105	115	209	176	150	88	0,50
97 (fév. 1958).	82	96	118	86	95	99	99	100	171	169	0,70

2. Fraction neutre.

Dans la fraction neutre des extraits, on met surtout en évidence une substance excitatrice localisée à proximité du front du solvant, à un Rf variant de 0,60 à 0,90. L'indice d'activité de cette substance est faible (110 à 130) si la germination a lieu

à l'obscurité, plus important (120 à 160) si elle s'effectue à la lumière. Nous confirmons ainsi l'observation faite avec l'abricotier, suivant laquelle la lumière favorise la formation de cette auxine neutre. L'activité de cette substance semble augmenter au fur et à mesure que la germination progresse.

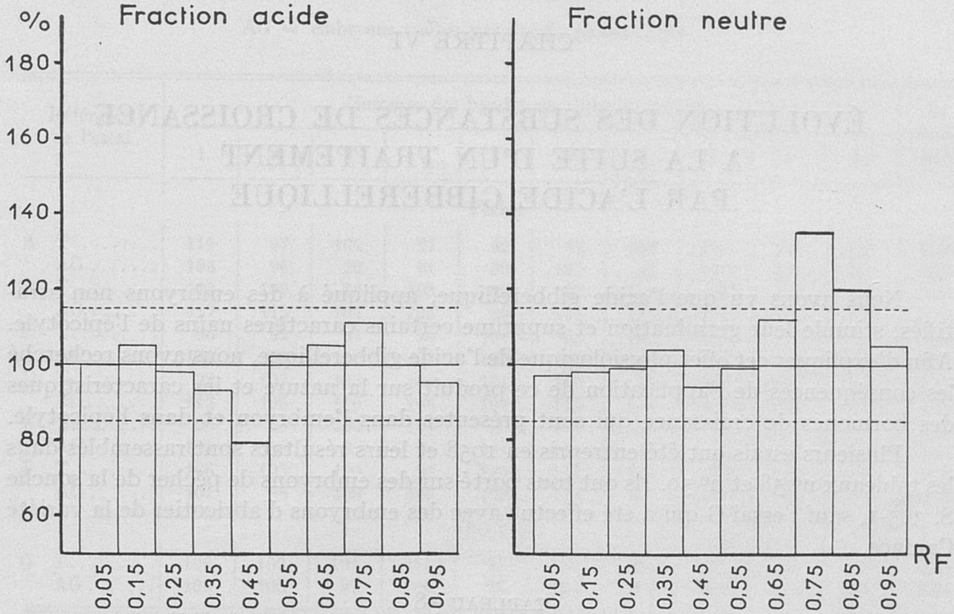


FIG. 79. *Indices d'activité des différentes bandes des chromatogrammes de la fraction acide et de la fraction neutre d'extraits d'embryons d'abricotier non stratifiés, en cours de germination.*

Dans les extraits de plantes germant à l'obscurité, on trouve une deuxième substance excitatrice, d'activité faible (indice 115 à 125) au Rf 0,25, tandis que dans la majorité des extraits de plantes germant à la lumière on peut mettre en évidence un inhibiteur d'activité moyenne au Rf 0,20 — 0,40.

Un seul essai a été effectué avec la technique habituelle à partir d'embryons stratifiés en cours de germination. Aucune activité excitatrice ou inhibitrice n'est trouvée dans la fraction acide ; une excitation marquée, d'indice d'activité 150, est constatée au Rf 0,90 dans la fraction neutre.

Conclusion

L'évolution des substances de croissance au cours des premières phases de la germination semble assez complexe. Deux faits sont sûrs et se manifestent chez l'abricotier et le pêcher non stratifiés : la disparition progressive de l'inhibiteur acide présent dans les amandes au repos et la formation d'une auxine neutre, accélérée par la lumière. L'inhibiteur de l'abricotier a la particularité de se modifier avant de disparaître (fig. 79). D'autres substances sont mises en évidence dans les extraits, mais leur existence est incertaine car leur activité se situe à la limite de l'erreur expérimentale du test biologique.

CHAPITRE VI

ÉVOLUTION DES SUBSTANCES DE CROISSANCE A LA SUITE D'UN TRAITEMENT PAR L'ACIDE GIBBERELLIQUE

Nous avons vu que l'acide gibberellique, appliqué à des embryons non stratifiés, stimule leur germination et supprime certains caractères nains de l'épicotyle. Afin d'expliquer cet effet physiologique de l'acide gibberellique, nous avons recherché les conséquences de l'application de ce produit sur la nature et les caractéristiques des hormones de croissance qui sont présentes dans l'embryon et dans l'épicotyle.

Plusieurs essais ont été entrepris en 1958 et leurs résultats sont rassemblés dans les tableaux nº 58 et nº 59. Ils ont tous porté sur des embryons de pêcher de la souche S. 305-1, sauf l'essai G qui a été effectué avec des embryons d'abricotier de la variété Caninos.

TABLEAU 58

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons traités par l'acide gibberellique dans différentes conditions

T = embryons témoins

AG = embryons traités par l'acide gibberellique

Référence de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
	Pêcher										
A T	99	95	105	106	96	92	107	90	106	130	0,55
AG	115	103	98	105	115	136	118	115	114	125	0,55
B T	96	100	89	96	92	80	90	80	83	84	0,55
AG	122	113	113	145	127	109	98	105	83	81	0,55
C T	106	98	115	100	104	100	110	100	92	87	0,45
AG	97	114	110	105	133	124	108	112	104	96	0,45
D T	95	97	84	79	94	81	87	85	93	88	0,45
AG	107	96	102	111	114	132	101	98	101	100	0,45
E T	96	110	86	70	56	64	67	86	93	89	0,45
AG	94	99	99	119	84	69	92	81	92	92	—
F T	85	94	79	71	76	75	80	88	87	87	0,55
AG	95	102	101	117	112	90	76	99	93	95	0,55
	Abricotier										
G T	106	106	101	104	103	89	56	52	81	106	0,45
AG	111	110	105	121	117	138	105	75	81	138	0,55

TABLEAU 59

Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons traités par l'acide gibberellique dans différentes conditions

T = embryons témoins

AG = embryons traités par l'acide gibberellique

Référence de l'essai	Numéros des bandes du chromatogramme										Rf témoin (AIA)
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
					Pêcher						
A T.........	111	97	104	97	92	97	100	103	102	145	0,55
AG.......	108	96	99	91	89	107	90	110	101	240	0,55
B T.........	108	106	95	105	96	92	105	95	86	96	0,55
AG.......	117	115	107	105	99	111	113	124	98	97	0,55
C T.........	96	92	91	93	101	102	107	136	116	97	0,45
AG.......	104	108	102	108	105	111	108	138	126	116	0,45
D T.........	98	107	103	100	101	100	92	102	145	140	0,45
AG.......	112	105	110	108	107	115	172	170	127	108	0,45
E T.........	96	88	100	104	86	107	106	93	70	86	0,45
AG.......	104	88	89	96	101	134	97	78	75	85	0,45
F T.........	106	105	120	93	120	113	118	128	132	104	0,55
AG.......	101	98	100	100	129	128	101	110	93	88	0.55
					Abricotier						
G T.........	106	109	101	114	97	104	104	99	131	121	0,42
AG.......	109	105	97	109	98	108	109	107	110	151	0,55

Essai A.

Cet essai avait pour but de montrer la migration vers la graine d'acide gibberellique appliqué à l'extérieur du jeune fruit. Des fruits de pêcher ont reçu en pulvérisation de l'acide gibberellique à 75 mg/l le 16 juin, au moment où l'embryon entre dans sa phase de grande croissance. Le prélèvement de la graine a eu lieu le 6 juillet, c'est-à-dire 20 jours après le traitement. Les résultats indiquent que les embryons des fruits traités contiennent une auxine acide de Rf 0,55 absente chez les embryons témoins et une auxine neutre de Rf 0,95 présente en très grande quantité. L'acide gibberellique a donc modifié la formation des hormones dans les embryons à l'intérieur du fruit, ce qui montre qu'il a migré de la périphérie vers la graine.

Essai B.

Des embryons frais de pêcher ont été déposés sur du papier filtre imbibé d'une solution d'acide gibberellique à 100 mg/l. Trois jours plus tard alors que la germination commençait à peine, ils furent prélevés pour l'extraction et la chromatographie. Les résultats montrent que les embryons traités diffèrent des embryons témoins par la présence d'une auxine acide de Rf 0,40 et d'une auxine neutre de Rf 0,70, toutes deux en quantités déjà appréciables (fig. 80 et 81). Cette observation montre la rapidité des transformations induites par l'acide gibberellique.

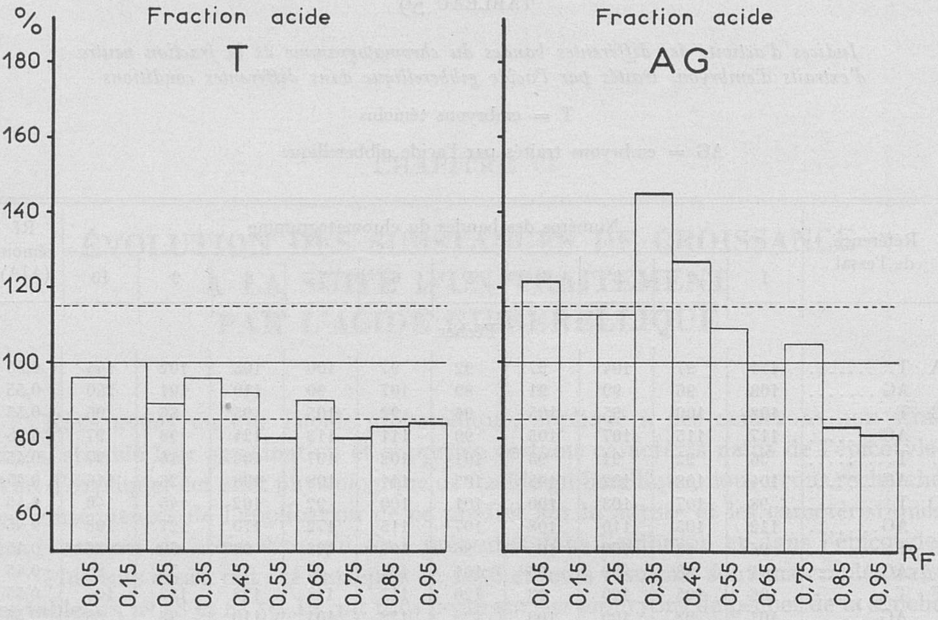


FIG. 80. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons frais de pêcher déposés sur papier filtre imbibé d'eau (T) ou d'acide gibberellique à 100 mg/l (AG).*

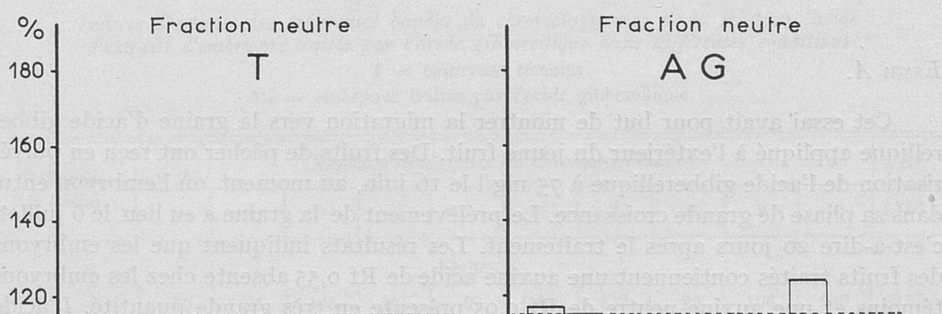


FIG. 81. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons frais de pêcher déposés sur papier filtre imbibé d'eau (T) ou d'acide gibberellique à 100 mg/1 (AG).*

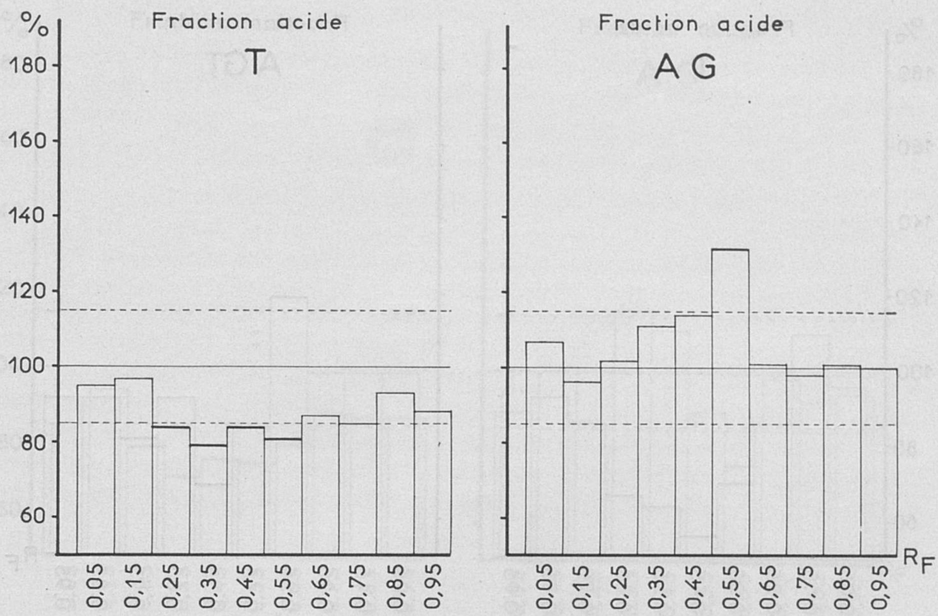


FIG. 82. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'embryons non stratifiés de pêcher ayant reçu de l'acide gibberellique après leur germination.*

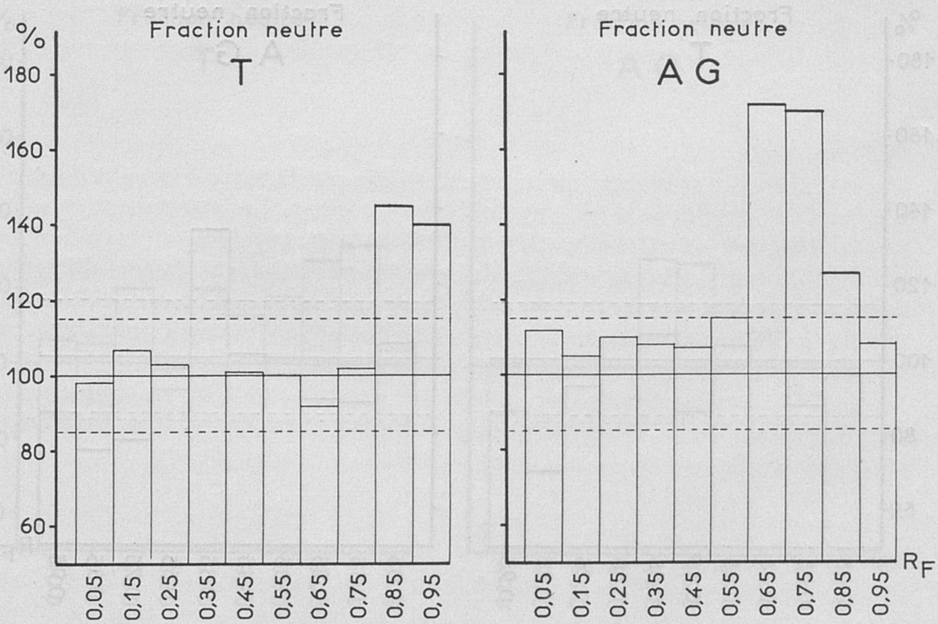


FIG. 83. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'embryons non stratifiés de pêcher ayant reçu de l'acide gibberellique après leur germination.*

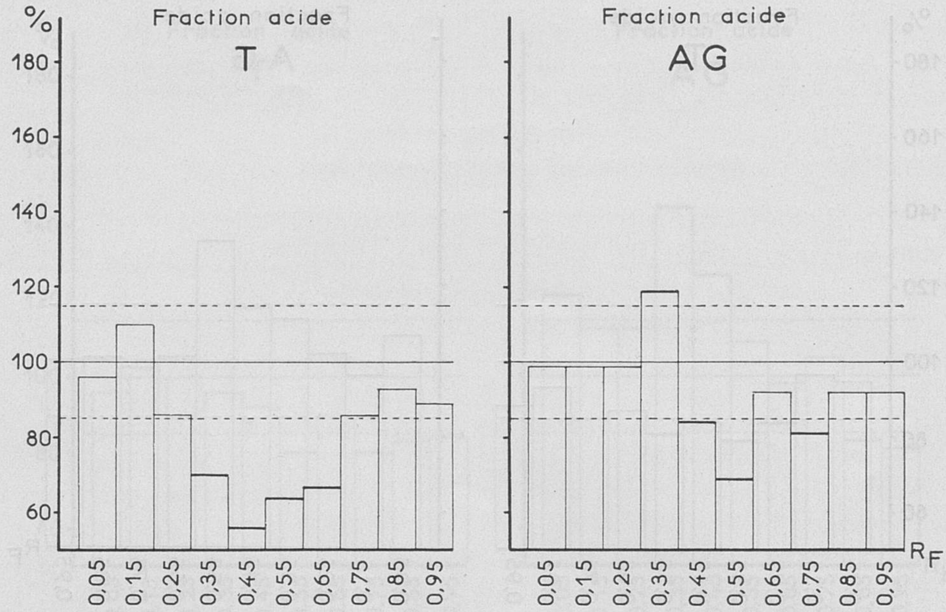


FIG. 84. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'épicotyles provenant d'embryons de pêcher ayant germé en présence d'acide gibberellique. T correspond aux épicotyles témoins.*



FIG. 85. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'épicotyles provenant d'embryons de pêcher ayant germé en présence d'acide gibberellique. T correspond aux épicotyles témoins.*

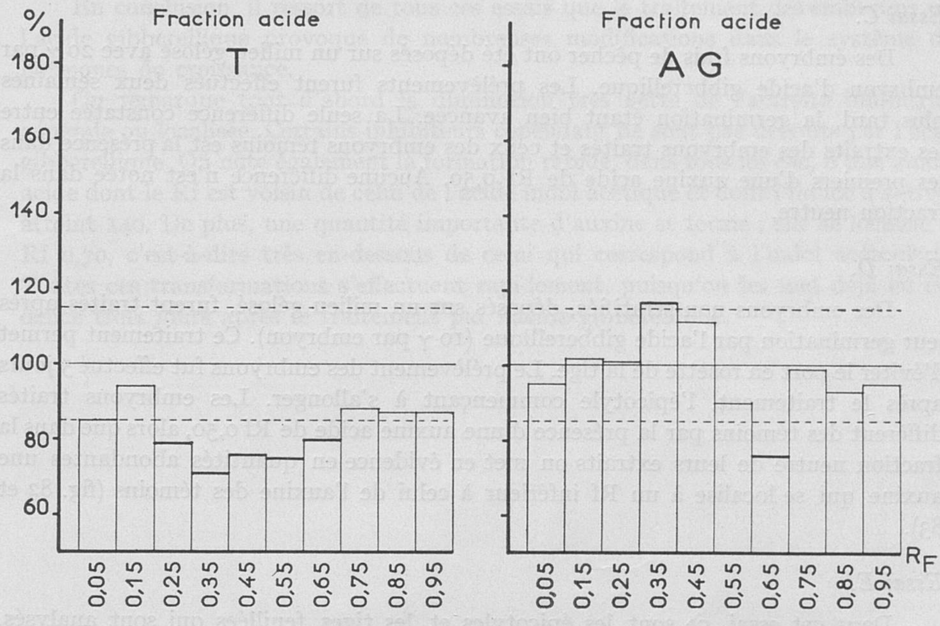


FIG. 86. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction acide d'extraits d'épicotyles provenant de graines stratifiées et traités par l'acide gibberellique au début de leurgermination.*

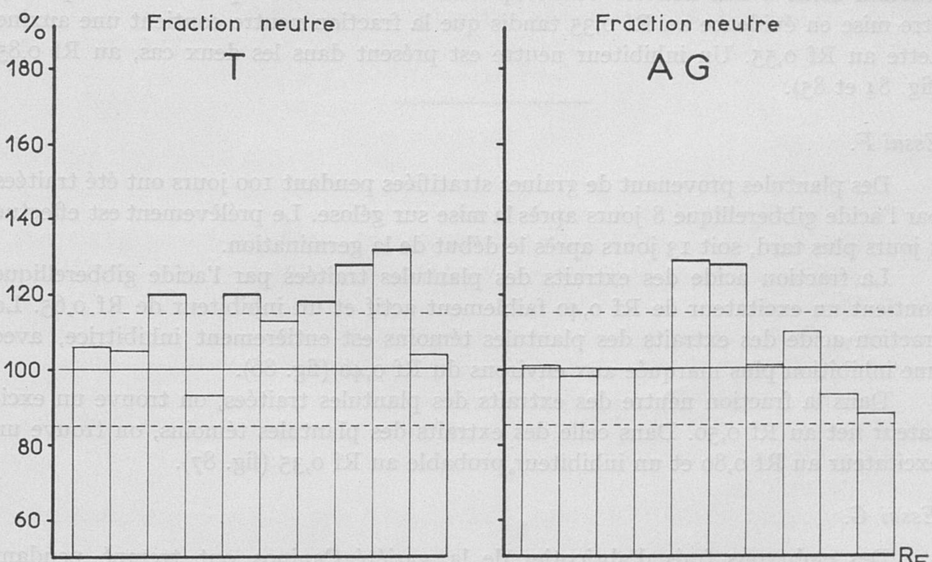


FIG. 87. — *Indices d'activité des différentes bandes du chromatogramme de la fraction neutre d'extraits d'épicotyles provenant de graines stratifiées et traités par l'acide gibberellique au début de leur germination.*

Essai C.

Des embryons frais de pêcher ont été déposés sur un milieu gélosé avec 20 γ par embryon d'acide gibberellique. Les prélèvements furent effectués deux semaines plus tard, la germination étant bien avancée. La seule différence constatée entre les extraits des embryons traités et ceux des embryons témoins est la présence dans les premiers d'une auxine acide de Rf 0,50. Aucune différence n'est notée dans la fraction neutre.

Essai D.

Des embryons non stratifiés, déposés sur un milieu gélosé, furent traités après leur germination par l'acide gibberellique (10 γ par embryon). Ce traitement permet d'éviter le port en rosette de la tige. Le prélèvement des embryons fut effectué 5 jours après le traitement, l'épicotyle commençant à s'allonger. Les embryons traités diffèrent des témoins par la présence d'une auxine acide de Rf 0,50, alors que dans la fraction neutre de leurs extraits on met en évidence en quantités abondantes une auxine qui se localise à un Rf inférieur à celui de l'auxine des témoins (fig. 82 et 83).

Essai E.

Dans cet essai, ce sont les épicotyles et les tiges feuillées qui sont analysés, après l'élimination de la chlorophylle. L'acide gibberellique a été apporté lors de la mise sur gélose et dès la germination. L'extraction et les résultats ont porté sur 80 plantules. A la suite du traitement par l'acide gibberellique, on constate que la fraction acide a une activité beaucoup moins inhibitrice et qu'une auxine peut y être mise en évidence au Rf 0,35 tandis que la fraction neutre contient une auxine nette au Rf 0,55. Un inhibiteur neutre est présent dans les deux cas, au Rf 0,85 (fig. 84 et 85).

Essai F.

Des plantules provenant de graines stratifiées pendant 100 jours ont été traitées par l'acide gibberellique 8 jours après la mise sur gélose. Le prélèvement est effectué 5 jours plus tard, soit 13 jours après le début de la germination.

La fraction acide des extraits des plantules traitées par l'acide gibberellique contient un excitateur de Rf 0,40 faiblement actif et un inhibiteur de Rf 0,65. La fraction acide des extraits des plantules témoins est entièrement inhibitrice, avec une inhibition plus marquée aux environs du Rf 0,40 (fig. 86).

Dans la fraction neutre des extraits des plantules traitées, on trouve un excitateur net au Rf 0,50. Dans celle des extraits des plantules témoins, on trouve un excitateur au Rf 0,80 et un inhibiteur probable au Rf 0,35 (fig. 87).

Essai G.

Des embryons frais d'abricotier de la variété Caninos ont trempé pendant 48 heures dans une solution d'acide gibberellique à 100 mg/l avant de subir l'extraction par l'éther. Les résultats montrent surtout que les embryons traités contiennent une auxine acide de Rf 0,55 que l'on ne trouve pas dans les témoins. On constate de plus que l'inhibiteur acide est beaucoup moins actif.

En conclusion, il ressort de tous ces essais que le traitement des embryons par l'acide gibberellique provoque de nombreuses modifications dans le système des hormones de croissance.

On remarque tout d'abord la diminution très nette de l'activité inhibitrice, générale ou localisée. Certains inhibiteurs cependant ne sont pas détruits par l'acide gibberellique. On note également la formation rapide, dans tous les cas, d'une auxine acide dont le Rf est voisin de celui de l'acide indol acétique et dont l'indice d'activité atteint 140. De plus, une quantité importante d'auxine se forme ; elle se localise au Rf 0,70, c'est-à-dire très en-dessous de celui qui correspond à l'indol acétonitrile. Toutes ces transformations s'effectuent rapidement, puisqu'on les met déjà en évidence trois jours après le traitement par l'acide gibberellique.

CONCLUSION

Nos travaux ont permis de mettre en évidence une évolution parmi les hormones de croissance qui sont présentes dans les embryons des arbres fruitiers à noyau, évolution qui se traduit non seulement par des modifications quantitatives mais encore par la disparition ou l'apparition de certaines de ces substances.

De toutes les hormones que nous avons isolées, seule l'une d'entre elles, présente dans les extraits d'albumen, a été identifiée à l'acide indol acétique. Les autres peuvent rappeler des substances que l'on trouve assez fréquemment dans les extraits végétaux ou sont inédites.

Ainsi, nous avons mis en évidence l'existence de plusieurs hormones présentes aux divers moments de la vie de la graine ou de la jeune plantule : trois inhibiteurs acides et deux inhibiteurs neutres, quatre auxines acides et trois auxines neutres.

Substances inhibitrices dans la fraction acide des extraits.

Inhibiteur acide 1.

On a mis en évidence, dans les embryons d'abricotier et de pêcher non stratifiés, en cours de germination, un premier inhibiteur de Rf 0,35 — 0,45. On le trouve en grandes quantités dans les tiges de pêcher stratifié et non stratifié ; un traitement par l'acide gibberellique le fait disparaître. L'inhibition importante qu'il provoque dans certains cas pourrait indiquer une certaine toxicité.

Inhibiteur acide 2.

Un deuxième inhibiteur acide, localisé au Rf 0,65, serait l'inhibiteur β fréquent dans les extraits végétaux. Il correspond par ses caractéristiques à l'inhibiteur *Malus* 2 de Luckwill.

Il est présent à l'état de traces dans l'embryon frais d'abricotier et en quantité notable dans les embryons au repos d'abricotier, de pêcher et de prunier. Il disparaît progressivement pendant la première moitié de la post-maturation des amandes de ces trois espèces. Il disparaît des cotylédons pendant la germination de l'embryon chez l'abricotier et le pêcher. On le retrouve dans les tiges de jeunes pêchers, stratifiés ou non stratifiés.

Un traitement par l'acide gibberellique le fait disparaître en grande partie chez l'abricotier et le pêcher.

Inhibiteur acide 3.

Un troisième inhibiteur acide, de Rf 0,75, n'a été trouvé que dans l'albumen des graines de pêcher.

Substances inhibitrices dans la fraction neutre des extraits.

Inhibiteur neutre 1.

On a mis en évidence un inhibiteur neutre de Rf 0,35 dans les embryons de prunier européen au début de leur post-maturation et dans les embryons de pêcher non stratifié germant à la lumière.

Inhibiteur neutre 2.

Un deuxième inhibiteur neutre, de Rf 0,85, est présent dans les tige de pêcher non stratifié où il n'est pas affecté par l'acide gibberellique. On ne le trouve pas dans les tiges de pêcher stratifié.

Auxines dans la fraction acide des extraits.

Auxine acide 1.

Une auxine acide, de Rf 0,35, a été mise en évidence de façon irrégulière. Son emplacement sur le chromatogramme semble correspondre à celui de l'acide indol pyruvique. Cette auxine est présente dans l'embryon d'abricotier pendant sa croissance et dans les embryons de pêcher et de prunier pendant la post-maturation. On la trouve également dans les tiges des pêchers stratifiés et non stratifiés, traités par l'acide gibberellique.

Auxine acide 2.

Une deuxième auxine acide, de Rf 0,45, n'a été mise en évidence qu'à la suite du traitement par l'acide gibberellique d'embryons d'abricotier, de jeunes graines de pêcher en formation et d'embryons frais en début de germination.

Auxine acide 3.

Nous avons pu identifier à l'acide indol acétique l'auxine acide 3, de Rf 0,50, présente dans l'albumen de jeunes graines d'abricotier et de pêcher. Nous ne l'avons pas mise en évidence dans les embryons.

Auxine acide 4.

Une quatrième auxine, de Rf 0,70 — 0,85, pourrait correspondre à l'auxine *Malus* 3 de LUCKWILL.

Elle est présente dans l'albumen d'abricotier en fin de croissance et dans l'embryon frais d'abricotier et de pêcher, ainsi que dans les embryons d'abricotier, de pêcher et de prunier en voie de post-maturation. Sa présence est probable dans les embryons d'abricotier non stratifié en voie de germination.

Auxines dans la fraction neutre des extraits.

Auxine neutre 1.

Une première auxine neutre, de Rf 0,25, est présente dans les embryons de pêcher non stratifié germant à l'obscurité. Elle est aussi présente dans les tiges de pêcher stratifié.

Auxine neutre 2.

Une deuxième auxine neutre, de Rf 0,40 — 0,60, est présente dans l'embryon de pêcher stratifié et dans la tige qui en est issue. A la suite de traitements par l'acide gibberellique, on la trouve dans les embryons de pêcher non stratifié en début de germination et dans les tiges de jeunes pêchers, que ceux-ci soient stratifiés ou non stratifiés.

Chez l'abricotier, on n'a pas trouvé cette auxine dans l'embryon pendant la post-maturation. Elle paraît présente dans l'embryon stratifié en voie de germination.

Auxine neutre 3.

La troisième auxine neutre, de Rf 0,75 — 0,90, est celle que l'on trouve le plus fréquemment dans les extraits.

TABLEAU 60

Substances inhibitrices mises en évidence au cours de l'évolution de l'embryon d'abricotier

Phases de l'évolution de l'embryon	Inhibiteurs acides			Inhibiteurs neutres	
	1 Rf 0,40	2 Rf 0,65	3 Rf 0,75	1	2
Formation de la graine (albumen)					
Maturité variétale					
Maturité variétale et traitement par l'acide gibbérellique		o			
Embryon desséché................................		oo			
Embryon non stratifié en germination..............	o				
Embryon subissant une post-maturation par le froid		↘			

N. B. Les signes o et oo indiquent la présence de la substance et correspondent à une activité croissante.

TABLEAU 61

Auxines mises en évidence au cours de l'évolution de l'embryon d'abricotier

Phases de l'évolution de l'embryon	Auxines acides				Auxines neutres		
	1 Rf 0,35	2 Rf 0,45	3 Rf 0,50	4 Rf 0,70 à 0,85	1 Rf 0,25	2 Rf 0,40 à 0,60	3 Rf 0,75 à 0,90
(Albumen)..........			o	o			o
Formation de la graine	o			oo			oooo
Maturité variétale ...				oo			oo
Maturité variétale et traitement par l'acide gibbérellique ...		oo		oo			o
Embryon desséché...							
Embryon non stratifié en germination .				o			o
Post-maturation terminée..........				o			oo

N. B. Les signes o, oo, ooo et oooo indiquent la présence de la substance et correspondent à une activité croissante.

TABLEAU 62

Substances inhibitrices mises en évidence au cours de l'évolution de l'embryon de pêcher

Phases de l'évolution de l'embryon	Inhibiteurs acides 1 Rf 0,40	Inhibiteurs acides 2 Rf 0,65	Inhibiteurs acides 3 Rf 0,75	Inhibiteurs neutres 1 Rf 0,35	Inhibiteurs neutres 2 Rf 0,85
Formation de la graine			o		
Maturité variétale					
Embryon desséché		oo			
Embryon non stratifié en germination	o	↘		o (lumière)	
Embryon subissant une post-maturation par le froid		↘			
Embryon stratifié en germination					
Embryon non stratifié en germination après traitement par l'acide gibberellique		o			
Tige épicotylée non stratifiée	o	oo			o
Tige épicotylée non stratifiée avec traitement par l'acide gibbérellique		oo			o
Tige épicotylée stratifiée	o	o			
Tige épicotylée stratifiée avec traitement par l'acide gibbérellique		o			

TABLEAU 63

Auxines mises en évidence au cours de l'évolution de l'embryon de pêcher

Phases dc l'évolution de l'embryon	Auxines acides 1 Rf 0,35	Auxines acides 2 Rf 0,45	Auxines acides 3 Rf 0,50	Auxines acides 4 Rf 0,70 à 0,85	Auxines neutres 1 Rf 0,25	Auxines neutres 2 Rf 0,40 à 0,60	Auxines neutres 3 Rf 0,75 à 0,90
Formation de la graine							ooo
Maturité variétale				o			oo
Embryon desséché							
Embryon non stratifié en germination					o (obscurité)		oo (lumière)
Embryon subissant une post-maturation par le froid	o			o		o	o
Embryon stratifié en germination							oo
Embryon non stratifié en germination après traitement par l'acide gibbérellique		o				o	o
Tige épicotylée non stratifiée							
Tige épicotylée non stratifiée avec traitement par l'acide gibbérellique	o	o				o	
Tige épicotylée stratifiée					o	o	o
Tige épicotylée stratifiée avec traitement par l'acide gibbérellique	o					o	

Chez l'abricotier et le pêcher, elle est présente en grande quantité dans l'albumen, l'embryon en croissance et l'embryon frais. On la retrouve dans les embryons d'abricotier, de pêcher et de prunier pendant la deuxième moitié de leur post-maturation et en quantités plus ou moins abondantes au cours de la germination d'em-

bryons d'abricotier et de pêcher stratifiés ou non stratifiés. Enfin, elle existe dans les tiges de pêcher stratifié.

Des traitements par la lumière ou par l'acide gibberellique pendant la germination augmentent les quantités présentes.

L'ensemble de ces résultats montre la pluralité des hormones végétales qui interviennent dans les embryons au cours de leur formation, de leur post-maturation et de leur germination et reflète la complexité des phénomènes métaboliques qui se produisent dans la graine.

Les tableaux 60, 61, 62 et 63 présentent, pour chacune des espèces, abricotier et pêcher, les substances inhibitrices et les auxines mises en évidence par nos travaux.

Nous avons retrouvé, au cours de l'évolution physiologique de l'embryon, des substances hormonales déjà mises en évidence chez d'autres plantes par d'autres auteurs. Ce sont l'acide indol acétique et, selon toute vraisemblance, l'auxine *Malus* 3 de Luckwill et l'inhibiteur β. Par contre, toutes les autres auxines et substances inhibitrices décelées, et particulièrement celles de la fraction neutre, n'ont jamais été signalées. Il en est de même des phénomènes hormonaux observés à la suite du traitement de l'embryon par l'acide gibberellique.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les recherches que nous avons entreprises sur les embryons du genre *Prunus* ont permis de préciser plusieurs éléments de leur comportement physiologique.

Grâce aux travaux expérimentaux qui sont relatés dans la première partie, nous avons montré que dans le fruit le jeune embryon est le siège d'une évolution physiologique conduisant à une première maturité. Lorsque ce stade est atteint, l'embryon décortiqué est capable de germer et de donner naissance à une plante, mais celle-ci n'est pas normale et présente des symptômes de nanisme : entrenœud court donnant l'aspect d'une rosette, végétation lente, paresseuse, entrecoupée de nombreuses dormances, feuilles parfois très anormales. L'embryon peut rester très longtemps à ce stade, en vie latente, notamment s'il est conservé au sec.

Pour devenir une plante normale, l'embryon doit acquérir une seconde maturité physiologique, à la suite d'un traitement de post-maturation par des températures basses. Nous avons constaté que la post-maturation ne pouvait affecter un embryon que s'il avait atteint le stade de première maturité.

De plus, la post-maturation de l'embryon se produit plus rapidement lorsqu'il n'est pas protégé du milieu extérieur par des téguments ; elles est favorisée par un éclairement de l'embryon.

Nous avons par la suite tenté de modifier le comportement de l'embryon par des traitements aux substances de croissance, capables de lever des dormances ou des inhibitions. Seul parmi les produits essayés, l'emploi de l'acide gibberellique a conduit à des résultats intéressants ; les symptômes du nanisme physiologique ont été évités et des embryons non traités par le froid ont donné naissance, en présence d'acide gibberellique, à des plantes normales, ne présentant pas de rosette de feuilles ni de dormance précoce. Nous avons pu séparer deux symptômes : le port en rosette qui répond à l'application d'acide gibberellique et les anomalies foliaires qui ne répondent pas à l'application d'acide gibberellique et ne semblent pas liées au phénomène de nanisme proprement dit.

Nous avons montré également que l'acide gibberellique provoque la levée de dormance de jeunes plants de pêchers manquant de froid et qu'il accélère la germination des embryons.

L'acide gibberellique s'oppose donc aux phénomènes de nanisme et son action se rapproche beaucoup de celle des basses températures, sans toutefois pouvoir lui être superposée ou conjuguée.

Dans la deuxième partie de notre travail, nous avons constaté, en utilisant des tests biologiques appropriés, des modifications importantes dans la teneur de l'embryon en hormones de croissance. Nous avons mis en évidence cinq inhibiteurs et sept auxines. Le problème qui se pose à nous maintenant est celui d'une explication hormonale du comportement physiologique de l'embryon.

Lorsque la graine se forme, elle contient de très fortes proportions d'auxines. L'acide indol acétique, qui existe dans l'albumen en voie de formation, disparaît

pendant l'accroissement de l'embryon. Lorsque celui-ci atteint sa taille définitive, il contient des quantités considérables d'une autre auxine, neutre, de Rf 0,75 — 0,90, qui ne semble pas être de l'indol acétonitrile. Pendant cette phase d'organisation de la graine, l'évolution des auxines est extrêmement rapide, comme d'ailleurs la croissance de l'embryon.

Pendant la période de maturité du fruit, la quantité d'auxine va diminuer considérablement. Lorsque la graine entre en vie latente, par suite du dessèchement du fruit, les dernières traces de l'auxine neutre disparaissent tandis que se forme un inhibiteur acide de Rf 0,65. Cette substance pourrait être l'inhibiteur β dont la présence est fréquente dans les extraits végétaux.

Pendant la post-maturation de l'embryon, phénomène qui lui permet de donner naissance à une plante normale, l'évolution physiologique se caractérise d'abord par la disparition progressive de l'inhibiteur acide en 30 à 40 jours. Il n'en subsiste que des traces. A partir de ce moment, l'auxine neutre de Rf 0,75 — 0,90 réapparaît. Elle est accompagnée chez l'abricotier par une auxine acide et chez le pêcher par deux auxines acides et une seconde auxine neutre.

Il paraît donc exister dans l'embryon une relation entre auxines et inhibiteur. En effet, la présence de celui-ci s'accompagne de l'absence presque totale de celles-là et sa disparition permet la formation des auxines. On peut retenir l'existence du parallélisme entre ces deux phénomènes sans toutefois considérer l'inhibiteur comme une forme de réserve ou un précurseur d'auxines.

Le déroulement progressif de la post-maturation reflète en partie l'équilibre des auxines et des inhibiteurs. Il ne semble pas possible de distinguer, parmi les auxines qui apparaissent à la fin de la post-maturation celles qui ont une action directe dans la suppression du nanisme physiologique. Nos travaux confirment toutefoie les hypothèses indiquant le rôle que peut jouer la valeur du rapport auxines/inhibiteurs dans le déterminisme général des phénomènes de vie latente ou de dormance.

Les essais de germination dans des conditions de milieu différentes et les traitements par l'acide gibberellique permettent d'étudier ce problème. On constate que la présence de l'inhibiteur acide ne gêne pas la germination des embryons. Il disparaît rapidement, peut-être à la suite d'une hydrolyse, tandis que se forment un autre inhibiteur acide de Rf 0,40 et l'auxine neutre de Rf 0,75 — 0,90. La vitesse à laquelle s'opère cette transformation est très faible à l'obscurité et importante à la lumière.

L'auxine neutre ci-dessus ne semble pas avoir une action importante sur le comportement de la tige, car on la trouve dans tous les extraits d'embryons en croissance ou en germination. Elle est toutefois présente en plus grandes quantités dans les embryons qui ont subi la post-maturation et dont la germination est plus rapide.

Le traitement des embryons par l'acide gibberellique, traitement qui accélère la germination et favorise l'allongement de l'épicotyle, se traduit par une augmentation très nette et rapide de la quantité d'auxines. Deux auxines apparaissent dans les cotylédons : l'une, acide, de Rf 0,45, semble vraiment particulière aux embryons traités par l'acide gibberellique ; l'autre, neutre, correspond à celle que l'on a trouvée fréquemment. L'augmentation de la valeur du rapport auxines/inhibiteurs est donc l'une des premières conséquences du traitement des embryons par l'acide gibberellique.

Les analyses effectuées sur des extraits d'épicotyles indiquent des compositions himiques différentes de celles d'extraits de cotylédons et dénotent une certaines individualité de ces organes.

La comparaison d'extraits d'épicotyles non stratifiés ou stratifiés, traités ou non traités par l'acide gibberellique, permet plusieurs conclusions.

Les inhibiteurs acides que l'on trouve, en quantité notable, dans les tiges de sujets stratifiés ou non stratifiés ne sont pas responsables du port en rosette. La disparition de l'inhibiteur acide de Rf 0,35 et la formation de l'auxine acide de Rf 0,45 n'influent pas sur l'allongement de la tige. En effet, on constate cette évolution hormonale aussi bien sur des plants stratifiés, où la tige est normale, que sur des plants non stratifiés où la tige présente une rosette. Les éléments de la fonction acide, inhibiteurs ou auxines, ne jouent donc pas un rôle important dans le déterminisme du comportement physiologique de la tige.

Par contre, on peut établir une relation entre ce comportement et la présence de certaines auxines dans la fraction neutre de ces extraits. Les plants stratifiés dont la tige est normale contiennent trois auxines neutres, dont deux disparaissent à la suite de l'application d'acide gibberellique pour ne laisser subsister que l'auxine de Rf 0,50. Les épicotyles non stratifiés, qui donneront les signes de nanisme physiologique, contiennent un inhibiteur neutre mais aucune trace d'auxine n'est décelée. A la suite d'un traitement par l'acide gibberellique, qui empêche le nanisme physiologique, l'inhibiteur neutre est toujours présent mais l'auxine neutre de Rf 0,50 apparaît.

Dans les épicotyles, l'acide gibberellique ne provoque pas la disparition des inhibiteurs de croissance mais simplement le ralentissement de leur activité. Par contre, l'aptitude de l'épicotyle à la croissance normale est reliée à la présence de l'auxine neutre de Rf 0,50, auxine dont l'identification n'a pu être entreprise.

En résume, nos recherches sur le comportement physiologique des graines d'arbres fruitiers à noyau ont permis de préciser les points suivants :

1. La post-maturation ne peut affecter qu'un embryon ayant atteint ou dépassé son premier stade de maturité physiologique.

2. C'est l'épicotyle qui est sensible à l'action des basses températures. Il est donc le siège du nanisme physiologique.

3. La post-maturation est progressive ; son efficacité est accrue si l'embryon est mis à nu et exposé à la lumière.

4. L'acide gibberellique accélère la germination des embryons d'abricotier, de pêcher et de cerisier.

5. L'acide gibberellique atténue ou supprime les caractères du nanisme physiologique, mais il est sans action sur les anomalies foliaires qui accompagnent les embryons mis à germer à l'état frais. Les anomalies foliaires ne sont pas en relation avec le nanisme physiologique de l'épicotyle.

6. L'action de l'acide gibberellique ne s'ajoute pas à celle du froid : elle la remplace.

7. L'acide gibberellique favorise la végétation en reculant les dates d'entrée en dormance et en provoquant ou en accélérant la levée de dormance.

8. Cinq inhibiteurs de croissance et sept auxines sont mis en évidence dans nos travaux, certains fréquemment, d'autres rarement. Ces composés, pour la plupart, n'ont pas pu être identifiés à une substance connue.

9. L'albumen et le très jeune embryon renferment des quantités considérables d'auxines.

10. La notion de la valeur du rapport auxines /inhibiteurs est à relier au phénomène de nanisme, un rapport faible caractérisant l'aptitude à la dormance.

11. L'inhibiteur de Rf 0,65 ne gêne pas la germination des embryons. Il pourrait correspondre à l'inhibiteur β.

12. La formation de certaines auxines, notamment l'auxine basique de Rf 0,85, est favorisée par l'éclairement.

13. Les cotylédons et les épicotyles n'ont pas les mêmes caractéristiques auxiniques.

14. Le traitement par l'acide gibberellique diminue nettement l'activité des inhibiteurs et favorise l'apparition d'auxines.

15. Une auxine neutre de Rf 0,50 semble avoir un rôle marqué pour déterminer une croissance normale du pêcher.

SUMMARY

PHYSIOLOGICAL STUDIES ON THE RIPENING OF STONE-FRUITS SEEDS.

The physiological behaviour of seeds of peach, apricot, plum and cherry trees has been studied and the technique of excised embryos has been used. The phenomenon of physiological dwarfing, characterized by rosetting, abnormal leaves and an extended dormancy, has been specially studied as well as the conditions of after-ripening. We have shown that the after-ripening of embryos by low temperatures was progressive and that it was accelerated by supplementary light.

Many growth-substances were applied ; they were not able to accelerate or to delay the evolution of after-ripening or the apparition of the symptoms of physiological dwarfing. The only use of gibberellic acid (GA) has given positive results, in particular the suppression of rosette-formation and of the dormancy of physiologically dwarfed seedlings. The malformed leaves were not modified by GA treatment, which shows that they correspond to a different mechanism. Moreover, the presence of GA accelerates the germination of embryos and breaks the dormancy of unchilled seedlings. The action of GA is not added to that of low temperatures because stratified plants have no reaction, or, if they have one, it comes only after several weeks.

In a second part, we have tried to find the existence and evolution of natural growth-substances during embryo-formation, during its after-ripening and during its germination. Paper-chromatography, after ether-extraction and purification, and oat coleptile-test have been used on the acidic and non-acidic fractions of the extracts.

Five inhibitors and seven auxins have been detected. None could be identified to a known substance.

It appears that the relative amounts of auxins and inhibitors play an important role in the phenomenons of rest and of dormancy. After-ripened embryos contain more auxins and less inhibitors than physiologically dwarfed embryos. GA treatment induces a clear decrease of the growth inhibitors and an important and quick increase of the different auxins, specially of an acidic auxin having an Rf nearly similar to that of indol-acetic acid. It seems probable that growth-inhibitors are not responsible for rosette formation and that this one would be associated with the evolution of auxins in the neutral fraction. A neutral auxin at an Rf value of 0,50 (in isopropanol-ammonia-water solvent) seems to play an important role in the normal growth of peach seedlings.

ZUZAMMENFASSUNG

PHYSIOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS REIFEN DES STEINOBSTKERNS.

Für das physiologische Verhalten der Pfirsich-, Aprikosen-, Pflaumen-und Kirschenmandeln zu erforschen, wurde die Technik des ausgeschnittenen Embryos angewandt. Es wurde insbesondere der physiologische Zwergwuchs, durch Rosetten, anormalen Blätter und langandauernder Schlafzustand charakterisiert, untersucht, sowie die Bedingungen der Nachreife. Es gelang uns zu zeigen, dass das Nachreifen (after-ripening) der Embryo bei Tieftemperaturen progressiv war, und durch eine zusätzliche Beleuchtung beschleunigt wurde.

Die Anwendung zahlreicher Wachstumssubstanzen erlaubte weder eine nennenswerte Beschleunigung noch eine Verzögerung der Nachreife, auch nicht das Auftreten der Merkmale eines physio-

logischen Zwergwuchses. Nur die Gibberellinsäure gab positive Ergebnisse, die es erlaubten, insbesondere die Rosetten sowie das Schlafen junger Pflanzen im physiologischen Zwergstadium zu beseitigen. Anormale Blätter wurden durch die Gibberellinsäure (AG) nicht geändert ; dies bedeutet, dass sie einer andern Erscheinung entsprechen. AG beschleunigt gleichfalls das Keimen der Embryo und beseitigt den Schlafzustand solcher Pflanzen, die nicht der Kälte ausgesetzt sind. Die Wirkung der AG gesellt sich jedoch nicht zu derjenigen der Tieftemperaturen, denn stratifizierte Pflanzen reagieren nicht, oder erst einige Wochen nachher.

In einer zweiten Arbeit untersuchten wir das Vorhandensein und die Entwicklung der natürlichen Wuchsstoffe während der Embryobildung, während der Nachreife und während der Keimung. Wir benützten die Chromatographie auf Papier, nach Extraktion durch Ether und nach vorhergehender Reinigung sowie den Längenwachstumstest des Keimblattes von *Avena* auf saure wie auf nichtsaure Phasen der Extrakte.

Fünf wachstumshemmende und sieben fördernde Substanzen wurden herausgestellt. Keine konnte mit einem bekannten Körper identifiziert werden.

Es scheint, dass die relativen Verhältniszahlen der fördernden und der hemmenden Substanzen eine Rolle in den Erscheinungen des latenten und schlafenden Zustands spielen. Embryo mit Nachreife enthalten mehr fördernde und weniger hemmende Stoffe als die physiologischen Zwergembryos. Die Gibberellinsäure bewirkt eine klare Abnahme der Hemmstoffe und eine fuhlbar rasche Zunahme der Wuchsstoffe, besonders einer Auxinsäure, deren Rf dem der Indol-Essigsäure nahesteht. Es hat sich gezeigt, dass die Hemmstoffe keine Schuld an der Rosettenbildung tragen, vielmehr ist sie in Verbindung mit der Entwiklung der Wuchsstoffe in dem neutralen Teil zu bringen. Eine neutrale Auxine-Rf 0,50 (Lösmittel Isopropenyl-Ammoniak-Wasser) scheint eine wichtige Rolle im normalen Wachstum der jungen Pfirsichbäume zu spielen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) ABBOTT D. L., 1955. Temperature and the dormancy of apple seeds. *Rept* 14 *th intern. hortic. Congress.*, 746-753.

(2) BARLOW H. W. B., HANCOCK C. R. et LACEY H. J., 1955. Some observations on growth inhibitors extracted from woody shoots. *Rep. E. Malling Res. Sta. for* 1954., 115-121.

(3) BARTON L. V., 1940. Some effects of treatment of non-dormant seeds with certain growth substances. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **11**, 181-205.

(4) BARTON L. V., 1940. Some effects ot treatment of seeds with growth substances on dormancy. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **11**, 229-240.

(5) BARTON L. V., 1956. Growth response of physiologic dwarfs of *Malus arnoldiana* Sarg. to gibberellic acid. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **18**, 311-317.

(6) BENNET-CLARK T. A., TAMBIAH T. A. et KEFFORD N. P., 1952. Estimation of plant growth substances by partition chromatography. *Nature*, London, **169**, 452-453.

(7) BENTLEY J. A., 1950. An examination of a method of auxin assay using the growth of isolated sections of *Avena* coleoptiles in test solution. *J. exp. Bot.* **1**, 201-213.

(8) BENTLEY J. A., 1958. The naturally-occuring auxins and inhibitors. *Ann. Rev. Plt Physiol.*, **9**, 47-80.

(9) BLAKE M. A., 1939. Some results of crosses of early ripening varieties of peaches. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **37**, 232-241.

(10) BLOMMAERT K. L. J., 1955. The significance of auxins and growth inhibiting substances in relation to winter dormancy of the peach tree. *Union of S. Africa Dept of Agric. Science Bull.*, **373**, 23 pp.

(11) BRAAK J. P., 1955. Effects of some internal and external factors on the embryo and seedling development of the cherry. *Rept.* 14 *th intern. hortic. Congress*, 845-852.

(12) BRADLEY M. V. et CRANE J. C., 1957. Effects of auxins on development of apricot seeds and seedlings. *Am. J. Bot.*, **44**, 164-175.

(13) BRADLEY M. V. et CRANE J. C., 1957. Gibberellin-stimulated cambial activity in stems of apricot spur shoots. *Science*, **126**, 972-973.

(14) BRASE K. D., 1956. Propagating fruit trees. *New York State agric. Exp. Sta. Cornell, Bull.* 773.

(15) BRIAN P. W. et GROVE J. F., 1957. Gibberellic acid. *Endeavour*, **16**, 161-171.

(16) BROOKS H. J., 1957. Vernalization studies with peach embryo and the production of seedlings from early-ripening selections. *Master's Thesis*, Rutgers Univ., New Brunswick, N. J.

(17) BROOKS H. J. et HOUGH L. F., 1958. Vernalization studies with peach embryos. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **71**, 95-102.

(18) BROOKS R. M., 1940. A growth study of the almond fruit. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **37**, 193-197.

(19) CARTWRIGHT P. M., SYKES J. T. et WAIN R. L., 1956. The distribution of natural hormones in germinating seeds and seedling plants. — Conférence à Wye College, juillet 1955, *in* WAIN R. L. et WIGHTMAN F. The chemistry and mode of action of plant growth substances. *London*, pp. 32-39.

(20) CHOUARD P., 1958. Les gibbérellines. Nouveaux facteurs de croissance des plantes à fleurs. *Rev. hort.*, **222**, 1793-1803.

(21) CRANE J. C. et BRADLEY M. V., 1956. Growth regulators on apricot. *Calif. Agric.*, **10**, 14.

(22) CRANE J. C. et BRADLEY M. V., 1958. Comparative vegetative and fruit responses of the apricot to gibberellin and to 2, 4, 5-trichlorophenoxyacetic amide. 15ème *Congrès intern. Hortic.*, Nice, (à paraître).

(23) CROCKER W, et BARTON L. V., 1931. After-ripening and germination of some Rosaceous seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **3**, 385-404.

(24) CROCKER W., 1948. Growth of plants. Twenty years' research at Boyce Thompson Institute. *New York, Reinhold Publ. Corp.*
(25) DANIELSON B., 1950. La culture d'embryons d'arbres fruitiers à noyau (en suédois). *Sver. pomol Fören. Arsskr.*, **51**, 200-206.
(26) DAVID R. et SECHET J., 1951. L'activation de la post-maturation des graines par les basses températures. *La Terre d'Oc*, extrait : 4 pp.
(27) DAVIDSON O. W., 1933. The germination of non-viable peach seeds. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **30**, 129-132.
(28) DAVIDSON O. W., 1935. Growing trees from non-viable peach seeds. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **32**, 308-312,
(29) DONOHO C. W. jr, et WALKER D. R., 1957. Effect of gibberellic acid on breaking of rest period in Elberta peach. *Science*, **126**, 1178-1179.
(30) FLEMION F., 1934. Dwarf seedlings from non-after-ripened embryos of peach, apple and hawthorn. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **6**, 205-209.
(31) FLEMION F., 1936. A rapid method for determining the germinative power of peach seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **8**, 289-293.
(32) FLEMION F., 1948. Reliability of the excised embryo method as a rapid test for determining the germinative capacity of dormant seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **15**, 229-241.
(33) FLEMION F., 1954. Physiological and chemical changes occuring prior to, during and subsequent to germination of some rosaceous seeds. 8ème *Congr. intern. Bot. C. R.*, sections 11-12, 302.
(34) FLEMION F., 1955. Physiological and chemical changes prior to, during and subsequent to germination of some rosaceous seeds. *Rept 14 th intern. hortic. Congress*, 1197-1200.
(35) FLEMION F., 1956. Effects of temperature, light and nutrients on physiological dwarfing in peach seedlings. *Plant Physiol*, **31**, supp. : iii.
(36) FLEMION F. et WATERBURY E., 1945. Further studies with dwarf seedlings of non after-ripened peach seeds. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **13**, 415-422.
(37) GILMORE A. E., 1950. A technique for embryo culture of peaches. *Hilgardia*, **20**, 147-170.
(38) GRAY R. A., 1958. Breaking the dormancy of peach seeds and crab grass seeds with gibberellins. *Plant Physiol*, **33**, supp. : xl.
(39) HANCOCK C. R., et BARLOW H. W. B., 1953. The assay of growth substances by a modified straight growth method. *Rep. E. Malling Res. Sta. for* 1952, 88-94.
(40) HAUT I. C., 1932. The influence of drying on the after-ripening and germination of fruit tree seeds. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **29**, 371-374.
(41) HENDERSHOTT C. H. et BAILEY L. F., 1955. Growth inhibiting substances in extracts of dormant flower buds of peach. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **65**, 85-92.
(42) HESSE C. O. et KESTER D. E., 1955. Germination of embryos of *Prunus* related to degree ef embryo development and method of handling. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **65**, 251-264.
(43) KAINS M. G., et Mc QUESTEN L. M., 1947 Propagation of plants. *New York, Orange Judd Publ.C°*
(44) KEFFORD N. P., 1955. The growth-substances separated from plant extracts by chromatography., II. *J. exp. Bot.*, **6**, 245-255.
(45) KESTER D. E., 1953. Factors affecting the aseptic culture of Levell peach seedlings. *Hilgardia*, **22**,335-365
(46) KESTER D. E. et HESSE C. O., 1955. Embryo culture of peach varieties in relation to season of ripening. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **65**, 265-273.
(47) LALATTA F., 1955. Trattamenti fotoperiodici e sviluppo delle piantine da seme. *Ann. Sper. agr.*, **9**, 221-224.
(48) LAMMERTS W. E., 1942. Embryo culture an effective technique for shortening the breeding cycle of deciduous trees and increasing germination of hybrid seeds. *Am. J. Bot.*, **29**, 166-171.
(49) LAMMERTS W. E., 1943. Effect of photoperiod and temperature on growth of embryo cultured peach seedlings. *Am. J. Bot.*, **30**, 707-711.
(50) LARSEN P., 1955. Growth substances in higher plants, *in* Modern methods of plant analysis. *Berlin, Springer Verlag*, vol. III, 565-625.
(51) LEE F. A. et TUKEY H. B., 1942. Chemical changes accompanying growth and development of seed and fruit on the Elberta peach. *Bot. Gaz.*, **104**, 348-355.
(52) LESLEY J. W., et BONNER J., 1952. The development of normal peach seedlings from seeds of early maturing varieties. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **60**, 238-242.
(53) LILLELAND O., 1931. Growth study of the apricot fruit. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **27**, 237-245.
(54) LILLELAND O., 1933. Growth study of the peach fruit. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **20**, 8-12.
(55) LILLELAND O., 1934. Growth study of the plum fruit. I. The growth and changes in chemical composition of the Climax plum. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **30**, 203-208.
(56) LILLELAND O. et NEWSOME L., 1934. A growth study of the cherry fruit. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **32**, 291-299.
(57) LOTT R. V., 1933. The growth rate and chemical composition of the Hiley peach from stone formation to flesh maturity. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **29**, 1-7.
(58) LUCKWILL L. C., 1952. Application of paper chromatography to the separation and identification of auxins and growth-inhibitors. *Nature*, London, **169**, 375.
(59) LUCKWILL L. C., 1952. Growth inhibiting and growth promoting substances in relation to the dormancy and after-ripening of apple seeds. *J. hort. Sci.* **27**, 53-67.
(60) LUCKWILL L. C., 1954. The auxins of the apple seed and their role in fruit development. 8ème *Congrès intern Bot. C. R.*, sections 11-12, 377-379.
(61) LUCKWILL L. C., 1956. Two methods for the biossay of auxins in the presence of growth inhibitors. *J. hort. Sci.*, **31**, 89-98.
(62) LUCKWILL L. C. et POWELL L. E., 1956. Absence of indoleacetic acid in the apple. *Science*, **123**, 225-226.

(63) LUCKWILL L. C., 1957. Studies of fruit development in relation to plant hormones. IV. Acidic auxins and growth inhibitors in leaves and fruits of the apple. *J. hort. Sci.*, **32**, 18-33.

(64) MIMAULT J., 1956. Mise en évidence et variations d'activité d'auxines et de substances inhibitrices de croissance dans les extraits de graines de quelques variétés de fruits. *J. Rech. C. N. R. S.*, **37**, 339-347.

(65) MIMAULT J., 1957. Auxines et inhibiteurs de croissance des graines de cerisier (variété Bigarreau Napoléon). *Rev. gén. Bot.*, **64**, 25-33.

(66) MOREL G., 1957. Nouveaux régulateurs de croissance. *Ann. agron. Physiol. vég.* **6** *bis*, 167-189.

(67) NEVINS R. B. et HEMPHILL D. D., 1956. Auxin in the flower buds of the peach. *Plant Physiol.*, **31**, supp. : xxviii.

(68) NICKELL L. G., 1951. Embryo culture of weeping crabapple. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **57**, 401-405.

(69) NITSCH J. P. et NITSCH C., 1955. The separation of natural plant growth substances by paper chromatography. *Beitr. Biol. Pfl.*, **31**, 387.

(70) NITSCH J. P., 1956. Methods for the investigation of natural auxins and growth inhibitors. — Conférence à Wye College, juillet 1955, *in* WAIN R. L. et WIGHTMAN F. The chemistry and mode of action of plant growth substances. *London*, pp. 3-31.

(71) NITSCH J. P. et NITSCH C., 1956. Studies on the growth of coleoptile and first internode sections. A new sensitive straight-growth test for auxins. *Plant Physiol.*, **31**, 94-111.

(72) NITSCH J. P., 1957. Photoperiodism in woody plants. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **70**, 526-544.

(73) NITSCH J. P., 1957. Growth response of woody plants to photoperiodic stimuli. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **70**, 512-525.

(74) NITSCH J. P., 1958. The regulation of plant and flowering through chemical substances. 15ème *Congrès intern. Hortic.*, Nice, (à paraître).

(75) PHINNEY B. O., WEST C. A., RITZEL M. et NEELY P. M., 1957. Evidence for « gibberellin-like » substances from flowering plants. *Proc. nat. Acad. Sci.*, **43**, 398-404.

(76) PHINNEY B. O., 1958. Gibberellins and plant growth. 15ème *Congrès intern. Hortic.*, Nice (à paraître).

(77) POWELL L. E. J., 1955. A study of some non acidic growth substances in apple leaves. *Thesis, Ph. D., Cornell Univ.*

(78) RAGLAND C. H., 1934. The development of the peach fruit, with special reference to split-pit and gumming. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **31**, 1-21.

(79) REMY P., 1952. Le rôle du tégument des graines d'arbres fruitiers dans leur germination (genre *Prunus*). *Ann. agron., Amél. des Pltes,* II : 347-349.

(80) REMY P., 1957. L'évolution des substances de croissance pendant la germination sur milieu artificiel d'amandes d'abricotier (*Prunus armeniaca* L.) non exposées au froid. *C. R. Acad. Sci., Fr.* **244**, 1666-1669

(81) REMY P., 1958. Influence de l'acide gibberellique sur la croissance de semis nains physiologiques d'arbres fruitiers à noyau. 15ème *Congrès intern. Hortic.*, Nice (à paraître).

(82) SCHANDERL H., 1949. Die Entwicklungsgeschichte des Embryos bei den Rosaceengattungen. *Züchter*, **19**, 206-210.

(83) SMEETS L., 1956. Some effects of the photoperiod on the shoot growth of cherry seedlings. *Euphytica*, **5**, 238-244.

(84) SMITH B. C., 1951. An investigation of the rest period in the seed of the genus *Cotoneaster*. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **57**, 396-400.

(85) STOWE B. B. et YAMAKI T., 1957. The history and physiological action of the gibberellins. *Ann. Rev. Plt Physiol.*, **8**, 181-216.

(86) TAYLOR J. W., 1957. Growth of non-stratified peach embryos. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **69**, 148-151.

(87) TEUBNER F. G., 1953. Identification of the auxin present in apple endosperm. *Science.*, **118**, 418.

(88) THIMANN K. V., 1956. L'origine et la fonction des auxines. *Paris, Centre Doc. Univ.*, 123 pp.

(89) TSUKAMOTO, 1958. Conférence magistrale au colloque sur les substances de croissance. 15ème *Congrès intern. Hortic.*, Nice, (à paraître).

(90) TUKEY H. B., 1933. Artificial culture of sweet cherry embryos. *J. Hered.*, **24**, 7-12.

(91) TUKEY H. B., 1934. Growth of the peach embryo in relation to growth of fruit and season of ripening. *Proc. am. Soc. hort. Sci.* **30**, 209-218.

(92) TUKEY H. B.., 1935 Growth of the embryo, seed and pericarp of the sour cherry (*Prunus cerasus*) in relation to season of fruit ripening. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **31**, 125-144.

(93) TUKEY H. B., 1935. Artiffcial culture methods for isolated embryos of deciduous fruits. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **32**, 313-322.

(94) TUKEY H. B., et BARRETT M. S., 1936. Approximate germination test for non-after ripened peach seed. *Plt Physiol.*, **11**, 629-633.

(95) TUKEY H. B., 1938. Growth patterns of plants developed from immature embryos in artificial culture. *Bot. Gaz.*, **99**, 630-665.

(96) TUKEY H. B., et YOUNG J. O., 1939. Histological study of the developing fruit of the sour cherry *Bot. Gaz.*, **100**, 723-747.

(97) TUKEY H. B. et CARLSON R. F., 1945. Breaking the dormancy of peach seeds by treatment with thiourea. *Plt Physiol.*, **20**, 505-515.

(98) TUKEY H. B., 1945. The excised-embryo method of testing the germinability of fruit seed with particular reference to peach seed. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **45**, 211-219.

(99) TUKEY H. B. et CARLSON R. F., 1945. Morphological changes in peach seedlings following after-ripening treatments of the seeds. *Bot. Gaz.*, **106**, 431-440.

(100) VEH R. von., 1936. Eine neue Methode der Anzucht von Sämlingen, unabhändig von Ruheperioden und Jahreszeit (bei Äpfeln, Birnen, Quitten, Pflaumen, Kirschen). *Züchter*, **8**, 145-151.

(101) VISSER T., 1954. After-ripening and germination of apple seeds in relation to the seed coats. *Proc. kon. ned. Akad. Wetensch.*, C. **57**, 175-185.

(102) VISSER T., 1956. The role of seed coats and temperature in after-ripening, germination and respiration of apple seeds. *Proc. kon. ned. Akad. Wetensch.*, C **59**, 211-222.

(103) Wareing P. F., 1956. Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plt Physiol.*, **7**, 191-214.
(104) Waxman S., 1957. The development of woody plants as affected by photoperiodic treatments. *Thesis, Fac. grad. School Cornell Univ.*
(105) Wellensiek S. J., 1958. Theoretical backgrounds of flowering. 15ème *Congrès intern. Hortic.*, Nice, (à paraître).
(106) Wittwer S. H., et Bukovac M. J., 1957. Gibberellins new chemicals fot crop production. *Quart. Bull. Mich. agric. Exp. Sta.*, **39**, 469-494.

ADDENDUM

Mise à jour au 1er Janvier 1961

Ce travail était déjà terminé lorsque les résultats des travaux effectués par d'autres auteurs ont été publiés. Les recherches se rapportant à la première partie de notre travail n'apportent que peu de résultats nouveaux. Il faut toutefois signaler deux rapports de Miss FLEMION. Elle constate que l'éclairement continu d'embryons de pêchers non stratifiés ne permet pas d'éviter la formation de rosettes. La post-maturation ne peut donc être remplacée par un éclairement continu. Le méristème terminal joue le rôle essentiel dans les phénomènes de nanisme physiologique et les bourgeons latéraux des jeunes plants non stratifiés sont capables de produire des pousses normales si le méristème terminal avorte.

Aucune substance de croissance, ou extrait de graines de pêcher, mélangée au milieu de germination, n'a eu une influence sur le comportement de la graine. Miss FLEMION n'obtient que des résultats irréguliers en traitant par l'acide gibberellique des plants nains physiologiques. Une solution à 10 mg/l de ce produit est même sans effet, ainsi que le trempage des graines avec leurs téguments dans cette solution.

BLOMMAERT, par contre, note que l'acide gibberellique, appliqué en plusieurs fois, empêche le nanisme physiologique du pêcher, de l'abricotier et du prunier.

POLLOCK observe que les pêchers issus d'embryons non stratifiés présentent plus de rosettes si on les cultive à une température de 19°C que si on les maintient à 27°C.

Les travaux se rapportant aux substances de croissance présentes dans les embryons sont assez nombreux, mais difficilement comparables car les méthodes d'extraction et de purification sont différentes.

KAWASE note l'augmentation d'auxine pendant la stratification des pépins de pommier.

BIGGS, travaillant avec des embryons de pêcher, constate la présence d'un inhibiteur au Rf 0,40 — 0,80, en quantités diminuant beaucoup pendant la stratification. Il met également en évidence des auxines, mais leur activité ne varie pas.

Miss FLEMION, toujours sur pêcher, ne constate aucune variation pendant la stratification, ni pour une auxine de Rf 0,19 — 0,34, ni pour un inhibiteur de Rf 0,36 — 0,58.

Dans les amandes jeunes de pêchers, WEAVER et HOUGH constatent la présence de trois auxines et de trois inhibiteurs dont l'un disparaît pendant la maturité de l'embryon.

Dans l'amande de cerisier, PILET et MIMAULT mettent en évidence de l'acide indol acétique au Rf 0,20 — 0,40, un inhibiteur au Rf 0,40 — 0,60 et une auxine au Rf 0,60 — 0,70.

De nombreux auteurs signalent des substances apparentées aux gibberellines, présentes en grandes quantités dans les embryons ou dans les jeunes fruits de *Malus Prunus armeniaca*, *P. amygdaliformis*, *P. persica*, *P. domestica*. HIRONO a pu estimer

que l'extrait alcoolique d'un jeune fruit de pêcher contenait 1 μg d'acide gibberellique par g de poids frais. Aucune publication ne fait mention de l'évolution des substances de croissance dans les embryons d'arbres fruitiers à la suite de traitements par l'acide gibberellique.

Tous ces résultats ne font que confirmer l'évolution des substances de croissance et leur importance dans le comportement physiologique des graines d'arbres fruitiers.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADDENDUM

(1) Biggs R. H., 1959. Relation of growth substances to after-ripening of peach seeds. *Plant Physiol* **34,** supp. : vii.
(2) Blommaert K. L. J., et Hurter N., 1959. Growth response of physiologic dwarf seedlings of peach, apricot and plum to gibberellic acid. *S. Afr. J. agric. Sci.*, **2,** 409-411.
(3) Blommaert K. L. J., 1960. New plant hormone replaces stratification of deciduous fruit seed. *Fmg. S. Afr.*, **35,** 13-14.
(4) Brooks H. J. et Hough L. F., 1958. Vernalization studies with peach embryos. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **71,** 95-102.
(5) Flemion F., 1959. Effect of temperature, light and gibberellic acid on stem elongation and leaf development in physiologically dwarfed seedlings of peach and *Rhodotypos*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **20,** 57-70.
(6) Flemion F et Strout de Silva D., 1960. Biossay and biochemical studies of extracts of peach seeds in various stages of dormancy. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **20,** 365-379.
(7) Flemion F. et Prober P. L., 1960. Production of peach seedlings from unchilled seeds. I. Effect of nutrients in the absence of cotyledonary tissue. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **20,** 409-419.
(8) Fogle H. W., 1958. Effects of duration of after-ripening, gibberellin and other pretreatments on sweet cherry germination and seedling growth. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **72,** 129-133.
(9) Henhersdott C. H. et Walker D. R., 1959. Seasonal fluctuation in quantity of growth substances in resting peach flower buds. *Proc. am. Soc. hort. Sci.*, **74,** : 121-129.
(10) Hendershott C. H. et Walker D. R., 1959. Identification of a growth inhibitor from extracts of dormant peach flower buds. *Science*, **130,** 798-800.
(11) Kawase M., 1958. The after-ripening of dormant apple seeds in relation to auxin content. *J. hort. Ass., Japan*, **27,** 256-264.
(12) Mes M G., 1959. Gibberrellic acid and the chilling requirements of peach seeds. *Nature*, London, **184,** 2034--2035.
(13) Phinney B. O. et West C. A., 1960. Gibberellins as native plant growth substances. *Ann. Rev. Plt. Physiol.*, **11,** 411-436.
(14) Pilet P. E. et Mimault J., 1959. Étude biochromatographique des composés auxiniques de l'amande du bigarreau. *Rev. gén. Bot.*, **66,** 329-341.
(15) Pollock B. M., 1959. Temperature control of physiological dwarfing in peach seedlings. *Nature*, London, **183,** 1687-1688.
(16) Pollock B. M. et Olney H. O., 1959. Studies of the rest period. I. Growth, translocation and respiratory changes in the embryonic organs of the afterripening cherry seed. *Plant Physiol.*, **34,** 131-142.
(17) Wareing P. F. et Villiers T. A., 1959. Growth substance and inhibitor changes in buds and seeds in response to chilling. *Intern. Conf. Plant Growth Regulation 4th*, Yonkers.
(18) Weawer G. M. et Hough L. F., 1959. Seedling growth studies of early-ripening peaches. I. Interrelationship between embryo maturity, growth substances and seedling growth. *Amer. J. Bot.*, **46,** 718-724.
(19) Weaver G. M., 1959. Seedling growth studies of early-ripening peaches. *Thesis.* No Mic. 59-3609. 66 pp.
(20) Wittwer S. H. et Bukovac M. J., 1958. The effects of gibberellin on economic crops. *Econ. Bot.*, **12,** 213-255.
(21) Zagaja S. W., 1959. Some physiological and embryological aspects of immature peach embryos. *Thesis* L. C. Card No Mic. 59-3614. 68 pp.

Le Directeur Gérant : M. L. Cagnac.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 13-7-1961.

Dépôt légal : 2e trimestre 1961. *N° d'impression : 906*

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (3), 301-311.

Vol. 11 - 1961 - n°3

LES BASES CYTOGÉNÉTIQUES DE L'INTROGRESSION CHEZ LE BLÉ (1)

R. ECOCHARD

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles

SOMMAIRE

L'étude expérimentale de l'introgression chez une espèce aussi bien connue cytologiquement que le Blé amène à distinguer deux cas :

1° Dans les croisements interspécifiques, l'introduction est basée sur les lois mendeliennes, car les caractères nouveaux sont de simples allèles.

2° Dans la plupart des croisements intergénériques les caractères à introduire correspondent à des locus étrangers. Les cytologistes font alors appel aux méthodes d'addition et de substitution de chromosomes, soit entiers, soit fragmentés ; mais ils peuvent aussi utiliser les phénomènes d'allosyndèse, dont le mécanisme a été récemment expliqué.

INTRODUCTION

Le blé est devenu depuis quelques années une des plantes les mieux connues au point de vue cytogénétique. Diverses études, rendues possibles par la constitution allopolyploïde de cette plante, ont apporté une illustration nouvelle et remarquable de la théorie chromosomique de l'hérédité, comparable aux travaux classiques de BLAKESLEE sur les trisomiques de *Datura* (1934).

En outre, les recherches de systématique et de phylogénie n'ont fait apparaître que peu de divergences d'opinion entre les diverses écoles qui s'en sont occupées.

Or les problèmes relatifs à l'introgression, sous l'angle de la botanique et de la sélection naturelle où E. ANDERSON (1947) les a définis, n'ont été que rarement abordés chez le Blé.

Ce mémoire a seulement pour objet de montrer que le Blé se prête bien à la discussion des bases cytogénétiques de l'introgression. Plusieurs questions seront donc posées, dans le but de chercher à en définir les contours dans le cas du Blé. Et en rappelant brièvement l'état actuel du travail des cytogénétiques sur cette

(1) D'après une conférence faite à Versailles le 4 janvier 1961 dans le cadre de la Section « Méthodes et Techniques » d'EUCARPIA.

plante, nous verrons que beaucoup de ces recherches correspondent en fait à l'étude d'une introgression expérimentale.

Lorsqu'on parle d'introduire expérimentalement un caractère étranger, il y a une distinction préliminaire à faire :

— ou bien ce caractère est commandé par un allèle nouveau, mais concernant un locus déjà existant,

— ou bien on doit introduire dans le patrimoine héréditaire un locus étranger (ou plusieurs).

Cette distinction paraît fondamentale.

I. — INTRODUCTION D'UN ALLELE SUR UN LOCUS DÉJA PRÉSENT

1° C'est le cas de l'introduction par la méthode des recroisements (backcross) classique en sélection. L'expérience prouve qu'il est alors possible de n'apporter que le gène souhaité, sans caractères subsidiaires : par exemple dès le troisième recroisement, on a pratiquement un retour à la variété de départ, seulement enrichie par l'apport de la variété donneuse, pour un facteur.

Lorsque cette méthode est partiquée au sein de l'espèce, *Triticum vulgare* par exemple, peut-on parler d'introgression ? Non sans doute.

2° Mais si cette méthode est employée par exemple pour sélectionner le croisement : *T. vulgare* × *T. macha*, c'est un cas d'introgression. *T. macha*, espèce primitive à $2n = 42$ comme le blé tendre, s''associe facilement à ce dernier.

Le problème qui se pose alors est de savoir si l'on observera dans la descendance des corrélations entre les caractères de *T. macha*, faisant échec à la distribution aléatoire. Nous n'avons pas encore de données permettant d'analyser ce problème.

3° L'introduction d'allèles nouveaux sur des locus existant peut faire appel à des croisements entre espèces n'ayant pas le même nombre de chromosomes.

On sait l'homologie étroite de 2 des 3 génomes ABD du *T. vulgare* avec la série des *Triticum* à $2n = 28$ (*T. durum*, *T. persicum* etc...) qui sont du type AB. Les travaux classiques des américains HAYES et al., (1920), ont permis d'utiliser cette homologie pour introduire la résistance à *Puccinia graminis* que l'on ne connaissait pas alors chez le blé tendre.

Or, il ne semble pas, d'après ces auteurs, que des caractères secondaires issus des blés à 28 chromosomes aient suivi les gènes de résistance au cours de la sélection.

II. — INTRODUCTION DE LOCUS ÉTRANGERS

Dans ce domaine, on connait, parmi les travaux réalisés expérimentalement chez le Blé, tous les cas s'échelonnant depuis l'introduction de génomes entiers par amphidiploïdie, jusqu'à l'introduction d'un petit fragment de chromosome.

1° *Addition de génomes entiers.*

L'hybridation du genre *Triticum* est possible avec certains genres voisins, *Aegilops*, *Secale*, *Agropyrum*, ou du moins avec certaines espèces de ces genres.

En général, l'amphidiploïde est intermédiaire entre les parents, du moins pour

les caractères quantitatifs (Exemple : *T. dicoccoïdes* × *Ae. ventricosa*, étudié par SIMONET, 1957).

Il ne faut pas parler de dominance ici, mais de superposition des facteurs héréditaires mis en présence (épistasie, polymérie, effet de position) avec des possibilités de transgressions, comme le type de la désarticulation de l'épi dans l'hybride ci-dessus.

Plusieurs chercheurs ont tenté de comparer les amphidiploïdes qu'ils obtenaient avec des espèces déjà existantes. Ils en ont déduit des hypothèses sur l'origine réelle de ces espèces (hybridation naturelle suivie de duplication spontanée du stock chromosomique).

Exemple : d'après Mc FADDEN et SEARS (1946)

T. dicoccoïdes		*Ae. squarrosa*		*T. spelta*
AB	×	D	→	ABD

et d'après KIHARA et LILIENFELD (1949)

T. persicum		*Ae. squarrosa*		*T. vulgare*
AB	×	D	→	ABD

Il est vrai que ces amphidiploïdes peuvent représenter simplement des « espèces-copies ».

SARKAR et STEBBINS (1956) ont abordé le problème en sens inverse : ils recherchent l'origine naturelle du génome B par la méthode des corrélations extrapolées d'ANDERSON. D'après eux ce génome, par l'addition duquel les *Triticum* à $2n = 28$ découlent des *Triticum* à $2n = 14$, provient d'*Ae. speltoïdes*.

On peut retrouver, par la même méthode, le « portrait-robot » d'*Ae. squarrosa*, généralement considéré comme étant à l'origine du génome D.

La méthode des corrélations extrapolées est basée ici sur le seul fait que les caractères de l'amphidiploïde sont intermédiaires entre ceux des parents. Reste-t-on alors dans le cadre fixé par ANDERSON lui-même, qui base les corrélations de caractères sur les « linkages », ce qui suppose des chromosomes homologues, qui s'apparient (E. ANDERSON : Introgressive hybridization) ?

2° *Addition d'une paire de chromosomes.*

Les amphidiploïdes sont rarement utilisables directement dans la pratique, au moins chez les céréales, à cause de l'association entre caractères favorables et caractères défavorables, et à cause de leur fertilité réduite. D'où l'idée de n'introduire qu'une paire de chromosomes de la variété « donneuse », en recroisant l'amphidiploïde avec l'espèce à améliorer.

JENKINS (1956) au Canada, RILEY et CHAPMAN (1958) à Cambridge, ont ainsi obtenu des lignées d'addition de *T. vulgare* avec *Secale cereale* ($2n = 14$). Il y en a 7 possibles, différentes, pour un croisement. HYDE (1953) et SEARS (1953) ont fait la même chose avec *Haynaldia villosa*.

Certains laboratoires en France et en Angleterre ont en cours des réalisations semblables avec *Aegilops ventricosa*, *Agropyrum intermedium* etc... qui ont d'autres génomes étrangers à ceux du blé.

Si l'on prend le cas des lignées d'addition avec le Seigle, par exemple, on constate

que certains caractères de cette céréale peuvent être introduits par une seule paire de chromosomes :

chromosome I : col de l'épi velu ;
chromosome II : résistance à *Puccinia glumarum* ;
chromosome III : résistance à *Erysiphe*.

Les caractères mesurables, eux, sont en général dispersés dans une partie ou la totalité des lignées d'addition (RILEY, et CHAPMAN, 1958). Dans l'ensemble, ces lignées sont moins stables et moins fertiles que le Blé à 42 chromosomes (sans doute pour des raisons de balance chromosomique) ; mais elles ressemblent beaucoup à la lignée de blé de la souche. Et la liaison entre les divers caractères introduits par le chromosome additionnel paraît être une base de discussion intéressante pour le problème de l'introgression, vue sous l'angle de la théorie chromosomique de l'hérédité.

3° *Addition d'un fragment de chromosome.*

A partir de ces lignées d'addition, il a paru judicieux d'introduire, dans le substratum génétique de l'espèce receveuse, non plus le chromosome entier, mais la fraction utile seulement.

Deux voies sont possibles :

La translocation.

Avec une méthode rigoureusement contrôlée au plan cytogénétique, il a été possible à certains chercheurs de découper, par les rayons X, la portion de chromosome intéressée par un gène, et de la transférer sur l'un des chromosomes de l'espèce receveuse. (SEARS, 1956, avec la résistance d'*Ae. umbellulata* à la rouille brune). Cette méthode, élégante mais délicate à utiliser, représente sans doute un cas typique de l'introgression expérimentale.

L'allosyndèse.

Il n'est pas rare d'observer quelques cas d'appariement entre chromosomes non homologues chez les hybrides intergénériques. Ces appariements ont été mis à contribution, pour réaliser des introgressions, par plusieurs chercheurs (Y. CAUDERON, 1958).

Certains cas d'introduction d'un caractère étranger, chez le Blé, ont pu être isolés par sélection et aboutir à des *T. vulgare* normaux, mais présentant par exemple, l'épi noir d'*Aegilops ovata* (COURTINE, données non publiées). Il n'a pas été possible de savoir, par des examens cytologiques, si c'est une allosyndèse ou une translocation qui était en cause ici.

4° *Explication de certains cas d'allosyndèse.*

Les possibilités d'appariements entre chromosomes non homologues font appel à une découverte intéressante.

SEARS (1954), suivi par d'autres cytologistes, ont montré en effet que chez le blé tendre, qui est un allopolyploïde à trois génomes, les 7 chromosomes de chacun de ces génomes sont apparentés. Il a pu ainsi les désigner de la façon suivante :

A1 B1 D1, A2 B2 D2, ... A7 B7 D7.

Si le Blé présente normalement une méiose régulièrement diploïde, c'est à cause d'un facteur génétique porté par le chromosome 5B, seul responsable de cette régulation. En l'absence de ce facteur (par exemple dans les cas de monosomie) les allosyndèses deviennent possibles entre les 3 paires du groupe 1, ou du groupe 2, etc... (OKAMOTO, 1957)

Les trois paires de chromosomes de chaque groupe sont donc beaucoup plus semblables qu'on ne le pensait : on dit qu'elles sont *homéologues*.

Or, il parait vraisemblable, d'après les travaux de RILEY et al. (1959) que cette homéologie s'étend aux chromosomes de certains genres voisins du Blé, *Secale*, *Aegilops*.

La sélection naturelle serait le seul facteur qui a joué pour la différenciation de certains des génomes de ce groupe de graminées, avec intervention d'une mutation portée par le chromosome 5B, établissant secondairement une barrière.

Ces notions ont redonné un intérêt particulier à l'étude des croisements Blé × Seigle et Blé × Aegilops, avec l'espoir d'une exploitation systématique des allosyndèses ainsi définies.

CONCLUSION

Ainsi se trouve estompée la distinction que nous avons faite, au début de cette étude, entre :

1° l'introduction d'un allèle sur un locus existant,

2° l'introduction de locus étranger.

D'après ce que nous venons de dire, le deuxième cas pourrait être ramené au premier, du moins en ce qui concerne le Blé.

Cet aspect du problème est une contribution originale du Blé, espéce allopolyploïde, à l'étude du passage de certains caractères d'une espèce sur une autre espèce.

Il parait vraisemblable que ces cas d'homéologie soient plus fréquents qu'on ne le croit dans le règne végétal, et peut-être aussi dans le règne animal.

L'homéologie peut aussi concerner non pas des chromosomes entiers, mais des segments de chromosomes, comme cela a été montré chez la drosophile notamment.

En définitive, empiriquement ou de façon contrôlée, il y a plusieurs façons d'introduire chez le blé tendre un caractère nouveau. Les sélectionneurs font appel à tous ces cas. La nature elle-même, au cours des âges, a dû emprunter les diverses voies.

Par ailleurs, dans quelle mesure, l'introduction d'un facteur entraîne-t-elle génétiquement l'introduction d'un certain nombre d'autres? Aucune réponse nette ne peut être donnée.

Toujours est-il que pour étudier l'introgression chez des plantes telles que le blé, dans son aspect expérimental, comme dans son aspect évolutif, les bases cytogénétiques établies ci-dessus devront être gardées présentes à l'esprit.

Reçu pour publication en mai 1961.

SUMMARY

CYTOGENETICAL BASIS OF INTROGRESSION IN WHEAT

The experimental study of introgression in wheat, a species so well known on the cytological point of wiew, leads to distinguish two cases :

— in interspecific crosses, the introduction is based on mendelian laws, because the new characters are simple alleles.

— in most intergeneric crosses, the characters to be introduced correspond to alien loci. Cytologists then appeal to the methods of addition and substitution of chromosomes, either entire, or fragmented ; they can also use allosyndesis, the mechanism of which has been recently explained.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE ZYTOGENETISCHEN GRUNDLAGEN FÜR DIE INTROGRESSION DES WEIZENS

Durch die experimentalle Untersuchung der Introgression bei einer zytologisch so bekannten Art wie Weizen kommt man zur Unterscheidung von zwei Fallen :

1° In den interspezifischen Kreuzungen fusst die Einführung auf den Mendel'schen Gesetzen, denn die neuen Eigenschaften sind einfache Allelen.

2° In den meisten intergenerischen Kreuzungen entsprechen die einzuführenden Eigenschaften fremden Locus'. Die Zytologen nehmen alsdann die Additions-oder Substitutions methoden in Anspruch, etnweder ganz oder teilweise. Sie können jedoch ebenfalls die Allosyndeseercheinungen, deren Mechanismus kürzlich erläutert wurde, benützen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON E., 1947. *Introgressive hybridization.* J. Wiley and Son, London.

BLAKESLEE A. F., 1934. New Jimson weeds from old chromosomes. *J. Hered.*, **25**, 80-108

CAUDERON Y., 1958. Étude cytogénétique des *Agropyrum* français et leurs hybrides avec les blés. *Ann. Amélior. Plantes,* **8**, 389-560.

HAYES H. K., IMMER J. H. and KURTZWEIL C., 1960. Genetics of rust resistance in crosses of varieties of *T. vulgare, T. durum and T. dicoccum.* *J. Agric. Res.*, **19**, 523-542.

HYDES B. B., 1953. Addition of individual *Haynaldia villosa* chromosomes to hexaploid wheat. *Amer. J. Bot.*, **40**, 174-182.

JENKINS B. C., 1956. A systematic substitution of rye chromosomes in winter wheat. *Proc. Intern. Genet. Symp. Tokyo,* 298-299.

KIHARA H. and LILIENFELD F., 1949. A new synthetized 6x wheat. *Proc. 8th Intern. Genet..Congress,* 309-319.

OKAMOTO M., 1957. Asynaptic effect of chromosome V. *Wheat Inform. Service,* **5**, p. 6,.

MCFADDEN E. S. and SEARS E. R., 1946. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives. *J. Hered.*, **37**, 81-89, 107-16.

RILEY R. and CHAPMAN V., 1958. The production and phenotypes of wheat rye chromosome addition lines. *Heredity,* **12**, 301-315.

RILEY R., CHAPMAN V. and KIMBER G., 1959. Genetic control of chromosome pairing in intergeneric hybrids with wheat. *Nature,* **183**, 1244-1246.

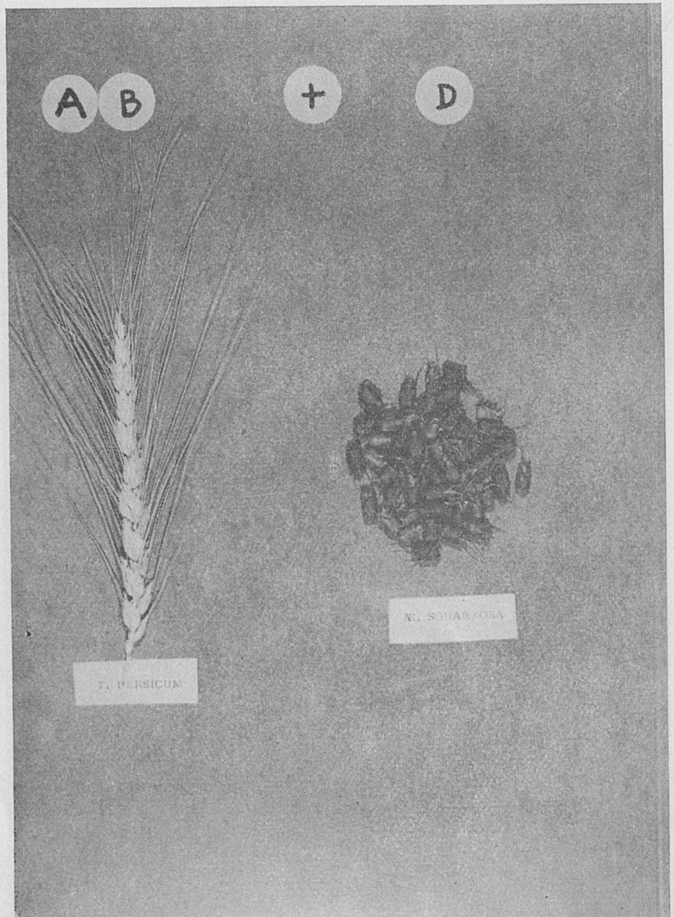
SARKAR P. and STEBBINS G. L., 1956. Morphological evidence concerning the origin of the B genome of wheat. *Amer. J. Bot.*, **42**, 297-304.

SEARS E. R., 1953. Addition of the genome of *Haynaldia villosa to Triticum aestivum.* *Amer J. Bot.*, **40**, 168-174.

SEARS E. R., 1954. The aneuploids of common wheat. *Mo. Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, **572**,

SEARS E. R., 1956. The transfer of leaf-rust resistance from *Aegilops umbellulata* to wheat. *Brookhaven Symp. Biol.*, n° 9, 1-22.

SIMONET M., 1957. Étude descriptive de l'hybride amphidiploïde *Aegilotricum ventricoccoides* Nobis (*Aegilops ventricosa* × *Triticum dicoccoides*). *Ann. Sci. Nat., Bot.,* 11e série, 1-25.



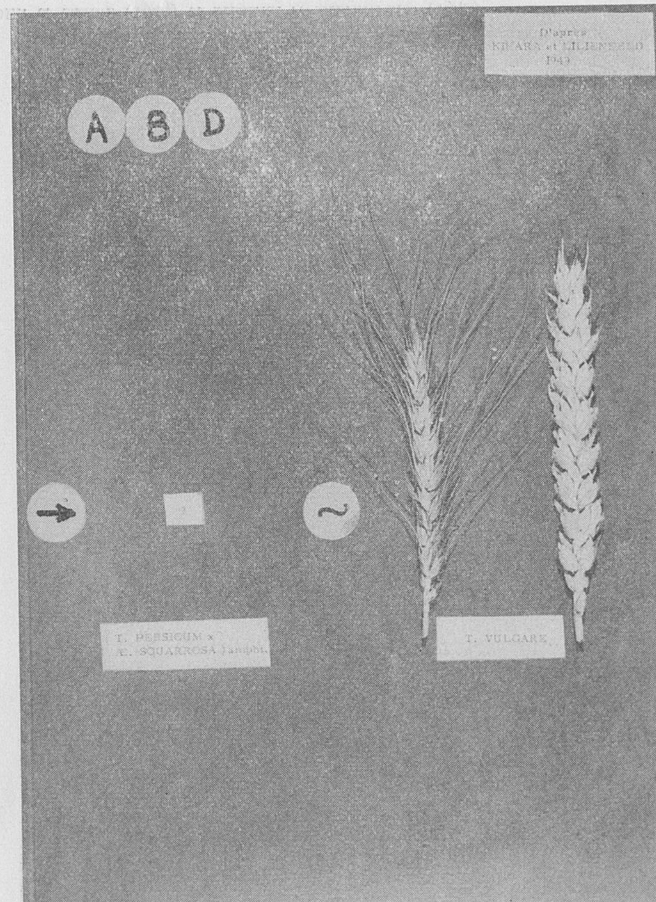
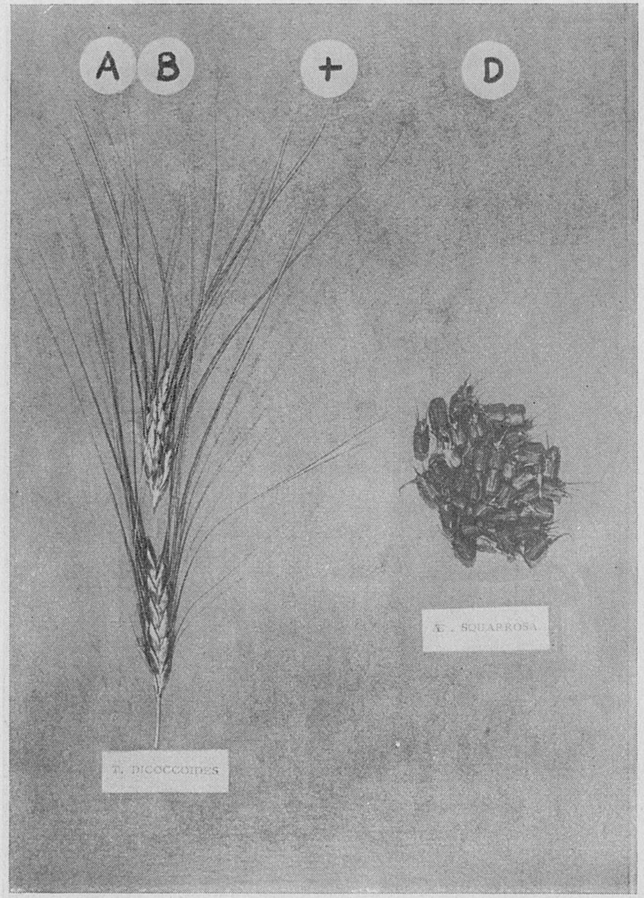


FIG. 1 et 2. — *Synthèse de* Triticum vulgare, *d'après* KIHARA *et* LILIENFELD (1949)



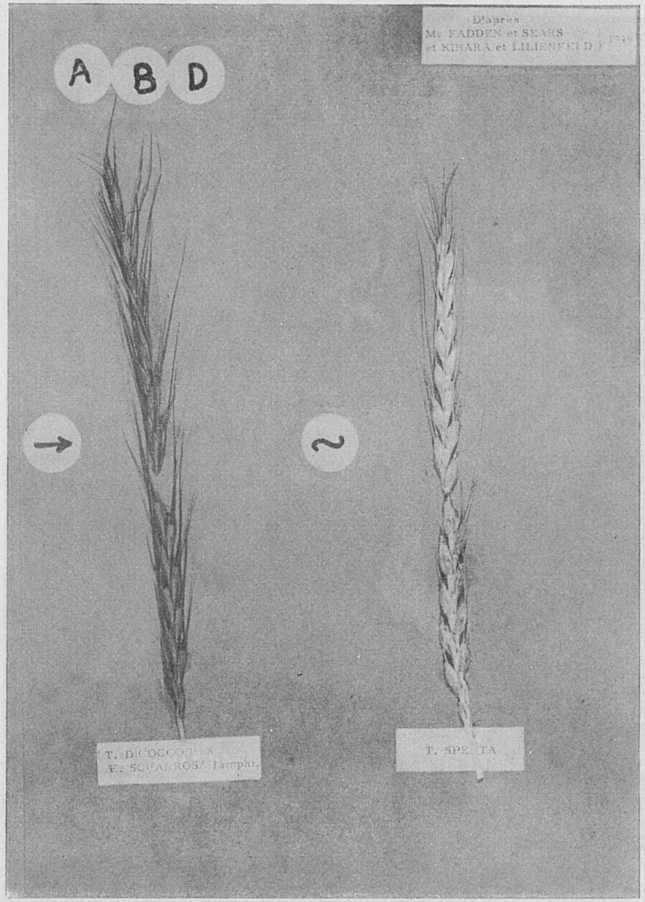
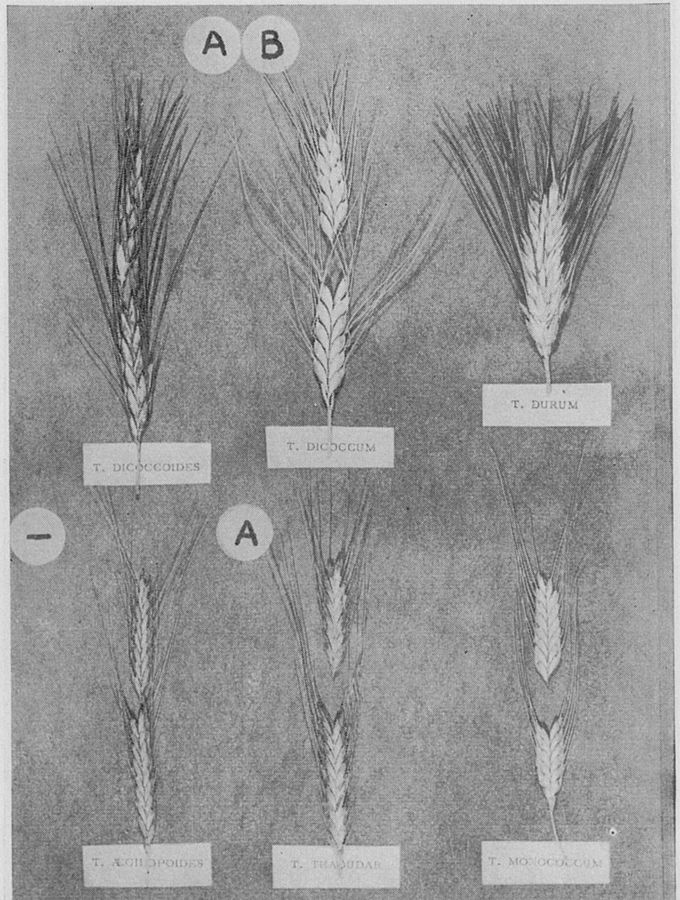


FIG. 3 et 4. — *Synthèse de* Triricum spelta, *d'après* MCFADDEN *et* SEARS (1946) *et* KIHARA *et* LILIENFELD (1946)



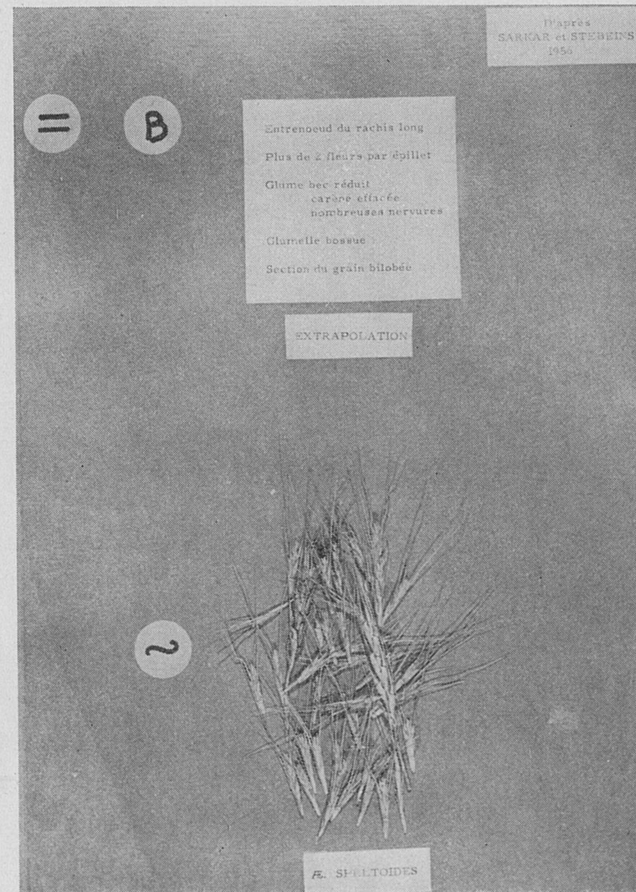
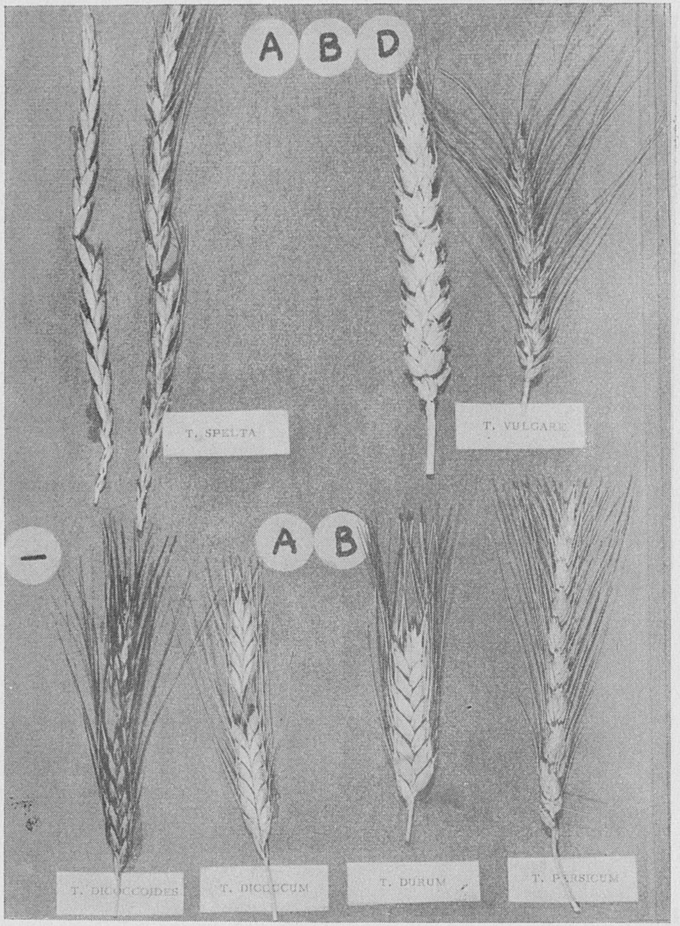


FIG. — 5 et 6. — *Origine du génome B des* Triticum *par la méthode d'extrapolation d'*ANDERSON *d'après* SARKAR *et* STEBBINS (1956)



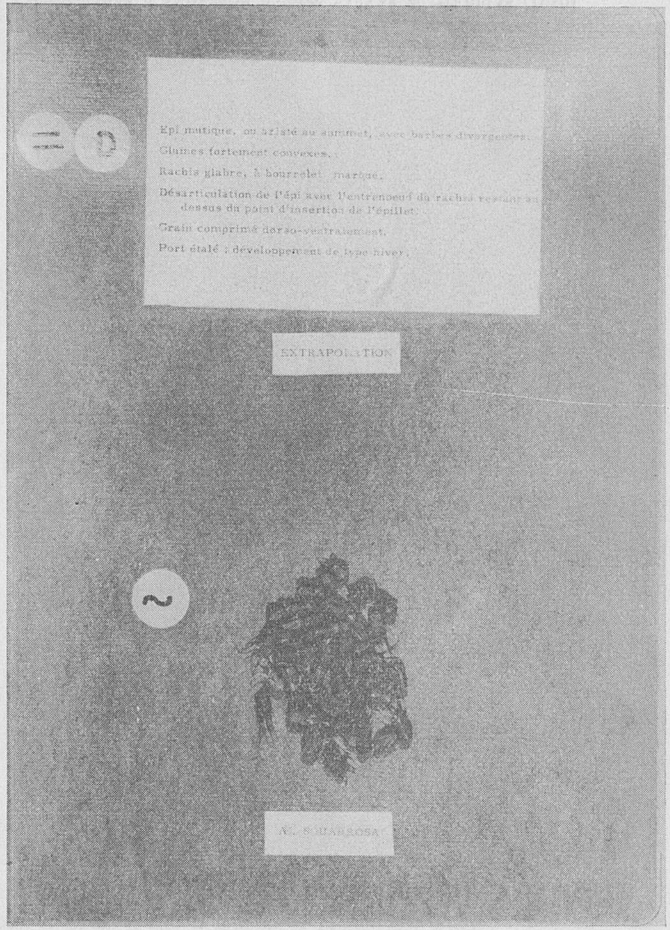
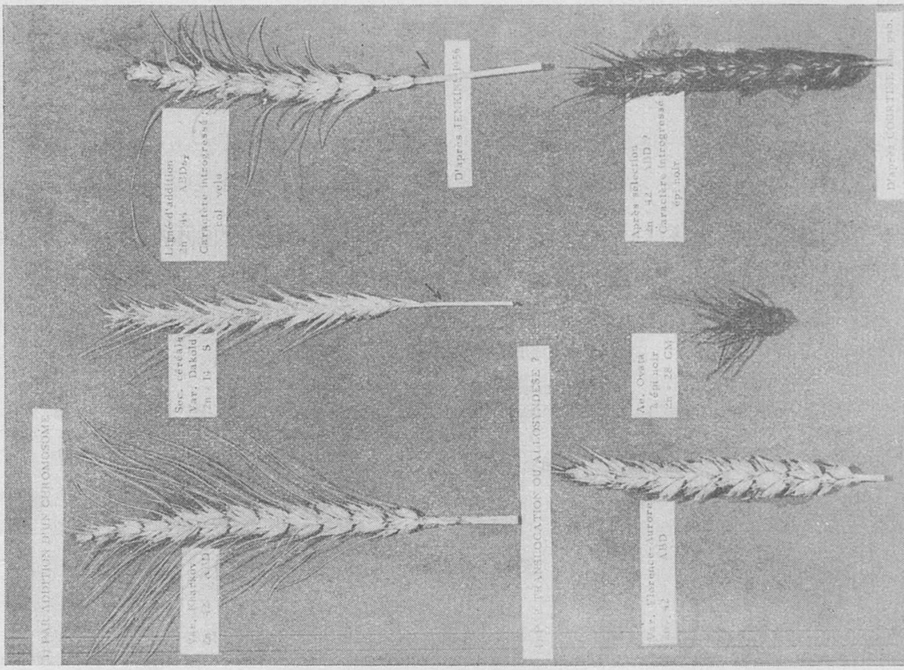


FIG. 7 et 8. — *Démonstration, par la même méthode, que l'origine du génome D des* Triticum *est bien* Aegilops squarros



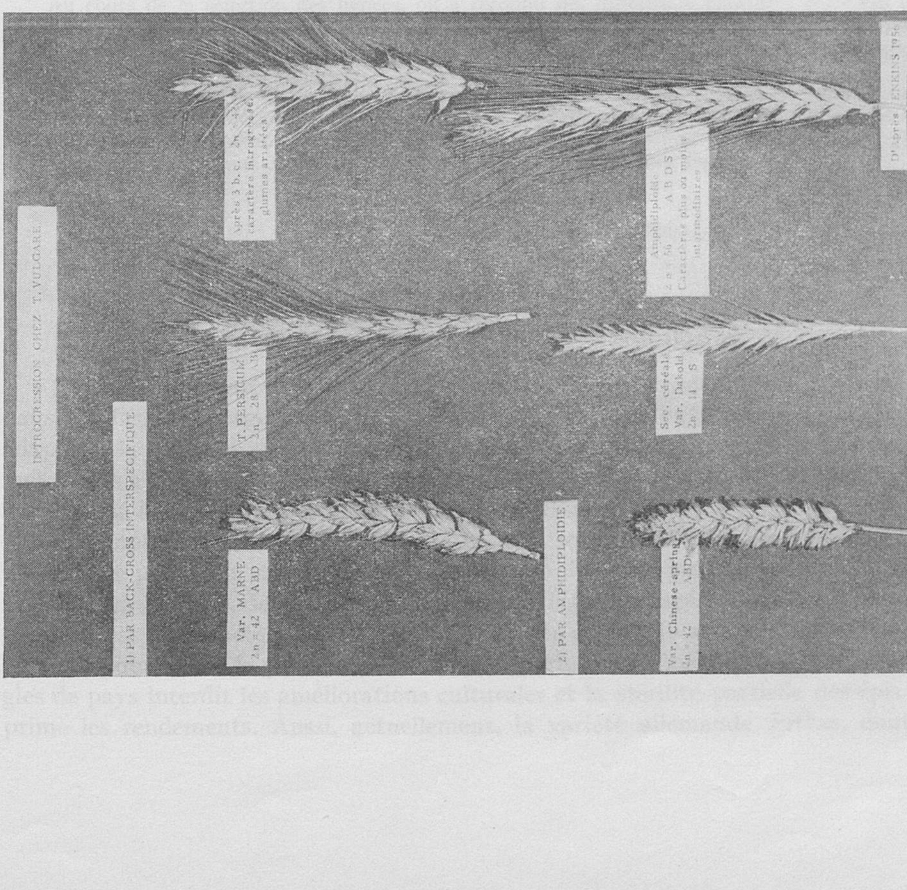


FIG 9 et 10. — *Divers cas d'introgression expérimentale chez* T. vulgare

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (3), 313-324.

DONNÉES PRÉLIMINAIRES SUR L'UTILISATION DE LIGNÉES PURES DANS L'AMÉLIORATION DU SEIGLE

A. BERBIGIER

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif-Central, Clermont-Ferrand.

SOMMAIRE

Des lignées pures de Seigle sont obtenues à la Station de Clermont. Le matériel de départ utilisé se divise en deux groupes :

— Seigles de pays.
— Seigles améliorés.

Au cours de la sélection des lignées, on a reconnu des différences marquées entre ces deux groupes ; ces différences concernent, en particulier, les réactions respectives des deux groupes à l'autofécondation et aux croisements frère × sœur. L'origine possible de ces différences est discutée.

Un certain nombre de lignées âgées, se répartissant en deux catégories de comportement inverse vis à vis de l'autofécondation (lignées autofertiles et lignées non autofertiles) ont été croisées avec *Petkus* ; les hybrides obtenus ont été mis en essai. Quelques indications préliminaires concernant la transmission de certains caractères des lignées à leurs hybrides sont rapportées.

INTRODUCTION

Le Seigle occupait en France, en 1960, 300 000 hectares dont environ la moitié dans le Massif Central. Le Seigle, à condition de sélectionner une bonne variété adaptée à la région, a peut-être encore sa place dans les milieux où le Blé réussit mal (zones granitiques et demi-montagne). Rappelons que l'apparition des hybrides a contribué à changer les données du problème Maïs en France.

Les populations de Seigle du Massif Central se caractérisent, en moyenne, par une grande précocité, un départ en végétation rapide, une paille haute, une grande sensibilité à la verse, des épis partiellement stériles. Si la rapidité du départ en végétation est un caractère intéressant, la précocité gagnerait à être diminuée sensiblement pour éviter le gel des fleurs ; d'autre part, la sensibilité à la verse des Seigles de pays interdit les améliorations culturales et la stérilité partielle des épis déprime les rendements. Aussi, actuellement, la variété allemande *Petkus*, dont la

principale qualité est la résistance à la verse, est-elle la plus recommandable malgré son manque d'adaptation au climat local.

Il est normal de rechercher de nouveaux Seigles, combinant les qualités de *Petkus* et celles des Seigles de pays, avec, si possible, une productivité supérieure.

Du point de vue biologie florale, le Seigle est une plante allogame, à fécondation anémophile ; c'est aussi une espèce chez laquelle existent des barrières de stérilité.

Le travail en cours, à Clermont, est orienté vers l'obtention de lignées fixées et leur utilisation en croisements pour la réalisation de variétés synthétiques.

SELECTION DES LIGNÉES

Matériel et méthodes

Le matériel traité jusqu'ici à la Station peut se diviser en deux grands groupes :
— Seigles de pays
— Seigles améliorés, dont le type est *Petkus* (1).

La méthode de sélection des lignées que nous employons fait appel à l'autofécondation au cours des deux premières années ; ensuite, la fixation des lignées est poursuivie en croisements frère × sœur. La pratique de l'autofécondation pendant les deux premières années de sélection a pour but d'arriver rapidement à une certaine fixité permettant d'éliminer au départ les types qui supportent mal l'homozygotie.

Cette méthode nous fournit une comparaison intéressante entre les résultats des autofécondations (1 sachet à 4 épis par plante) et les résultats des croisements frère × sœur (2 plantes et 2 épis de chaque plante par sachet).

Génération	Autofécondations	Croisements frère × sœur
	I_1 (1959)	I_2 (1960)
Nombre de lignées autofécondées ou traitées en croisements frère × sœur	267	133
Nombre de plantes autofécondées ou traitées en croisements frère × sœur	4 266	825 × 2
Nombre de grains obtenus	41 075	45 363
Nombre moyen de grains par épi	2,41	13,75

Bien que la comparaison soit faussée par le fait que les traitements portent sur deux années et sur deux générations différentes et par l'intervention de la sélection, il est évident que le grainage en « sib » est bien meilleur qu'en autofécondation. Ceci permet à la fois de diminuer le nombre de sachets à placer et d'éviter la perte de lignées.

Sur lignées I_1 1959 : pourcentage de lignées perdues en utilisant l'autofécondation : 17 p. 100
nombre moyen de sachets d'autofécondation par lignée : 16.

Sur lignées I_2 1960 : pourcentage de lignées perdues en utilisant les croisements frère × sœur : 0,
nombre moyen de sachets « sibs » par lignée : 6.

D'autre part, il y a une grosse amélioration de l'échantillonnage des lignées. Le seuil à partir duquel une lignée est retenue et semée, fixé à 15 grains pour les I_1 et les I_2 (une ligne de pépinière) est relevé à 40 grains à partir de la I_3 (deux lignes de pépinière).

Pourcentage d'autofécondations ayant donné 15 grains et plus à la I_1, en 1959 : 16 p. 100.

(1) On trouvera, dans un précédent article, des graphiques donnant la répartition en classes, en fonction du nombre de grains, d'autofécondations faites dans des variétés-populations de Seigle (Berbigier, 1960).

Pourcentage de « sibs » ayant donné 40 grains et plus à la I_2, en 1960 :62 p. 100.

Les deux années d'autofécondation du début représentent donc la partie « hasardeuse » de notre travail. Comme on l'a vu plus haut, nous les utilisons afin d'avoir rapidement un matériel relativement fixé.

On recherche essentiellement, en cours d'homogénéisation, des lignées vigoureuses et productives.

Toute une série de caractères récessifs sont mis en évidence chez les lignées. Certaines s'éliminent d'elles-mêmes en cours de sélection : lignées qui poussent mal, lignées qui présentent des déficiences chlorophylliennes graves, lignées stériles.

Pour la description morphologique des lignées, on utilise les caractères suivants : forme et coloration des feuilles avant montaison, rapidité du départ en végétation, port au tallage, intensité du tallage, glaucescence à l'épiaison, précocité, forme de l'épi, coloration des glumes, couleur des étamines à la pollinisation, grosseur de la paille, couleur des nœuds, taille, fertilité en fécondation libre, sensibilité à l'Oïdium, aux Rouilles, à la verse, développement de la pilosité du col de l'épi, denticulation de la glumelle inférieure, caractères du grain (couleur, forme, grosseur).

Comparaison seigles de pays-seigles améliorés.

1) Résultats de l'autofécondation chez les Seigles de pays et chez les Seigles améliorés (les chiffres ci-dessous proviennent d'autofécondations faites en 1959 sur des lignées de première année ; il y avait un sachet d'autofécondation à quatre épis par plante).

	Seigles de pays	Seigles améliorés	
		Petkus - Dominant Celestins	Carstens
Nombre de lignées I_1 autofécondées	206	43	18
Nombre de plantes autofécondées	3 282	712	272
Nombre de grains obtenus	28 256	7 675	5 144
Nombre moyen de grains par épi	2,15	2,69	4,73

Dans le groupe des Seigles améliorés, *Carstens* occupe une place à part en raison de son autofertilité particulièrement élevée (*Petkus, Dominant, Celestins* ont eu des nombres moyens de grains par épi très proches, en autofécondation).

Appliquons le criterium χ^2 aux comparaisons :

Seigles de pays — *Petkus, Dominant, Celestins* d'une part,

Petkus, Dominant, Celestins — Carstens, d'autre part.

S'il n'y a pas de différence significative entre deux groupes de Seigles du point de vue de l'autofertilité, le nombre moyen de grains par épi obtenus en autofécondation, μ, doit être le même pour les deux groupes.

Dans cette hypothèse on a :

pour la comparaison des Seigles de pays avec le groupe *Petkus, Dominant, Celestins* :

$$\mu = \frac{28\,256 + 7\,675}{4\,(3\,282 + 712)} = 2{,}249$$

pour la comparaison du groupe *Petkus, Dominant, Celestins* avec *Carstens* :

$$\mu = \frac{7\,675 + 5\,144}{4\,(712 + 272)} = 3{,}257$$

A partir de ces valeurs de μ, on peut dresser le tableau suivant :

	I		II	
	Seigles de pays	Petkus-Dominant Célestins	Petkus-Dominant Célestins	Carstens
Total des grains observé O ...	28 256	7 675	7 675	5 144
Total des grains calculé C ...	29 525	6 406	9 276	3 543
χ^2	305,443		999,781	
χ^2 au seuil 0,01 (1 d° de liberté)	6,635			

Les Seigles améliorés que nous avons utilisés sont plus fertiles en autofécondation que les Seigles de pays.

A l'intérieur de notre groupe de Seigles améliorés, *Carstens* est beaucoup plus autofertile que les autres variétés.

2) Résultats des croisements frère × sœur (sib-crosses) chez les Seigles de pays et chez les Seigles améliorés (les chiffres cités proviennent de croisements frère × sœur faits en 1960 sur des lignées de deuxième année. On a mis uniformément deux plantes et deux épis de chaque plante par sachet).

	Seigles de pays	Seigles améliorés	
		Petkus-Dominant Celestins	Carstens
Nombre de lignées I_2 en croisements frère × sœur	81	38	14
Nombre de plantes appariées	522 × 2	222 × 2	81 × 2
Nombre de grains obtenus	30 326	10 007	5 030
Nombre moyen de grains par épi	14,52	11,27	15,52

En faisant l'hypothèse : pas de différence significative entre deux groupes de Seigles du point de vue de la fertilité en croisements frère × sœur, et en calculant les moyennes grains par épi, μ, on obtient les valeurs de χ^2 suivantes :

	Comparaison des Seigles de pays avec le groupe Petkus-Dominant-Celestins	Comparaison du groupe Petkus Dominant-Celestins avec Carstens
χ^2	487,073	346,349
χ^2 au seuil 0,01 (1 d° de liberté)	6,635	

Les Seigles améliorés que nous avons utilisés sont moins fertiles en croisements frère × sœur que les Seigles de pays.

Carstens se différencie à nouveau des autres Seigles améliorés en se montrant plus fertile que ceux-ci en croisements frère × sœur.

3) Comparaison entre Seigles de pays et Seigles améliorés du point de vue de certains caractères de sélection.

	Seigles de pays		Seigles améliorés	
	Valeur chiffrée du caractère	Moyenne de	Valeur chiffrée du caractère	Moyenne de
% de lignées présentant des plantes sans chlorophylle (1959)	7,0 %	278 I_1	4,5 %	89 I_1
Départ en végétation (1959)	5	278 I_1	3	89 I_1
Port au tallage (1959)	2,5	278 I_1	0,5	89 I_1
Epiaison (1959)	7/5	278 I_1	14/5	89 I_1
Taille en cm (1960)	158	170 I_2	138	73 I_2
Stérilité en fécondation libre (1960)	1,5	170 I_2	0,5	73 I_2
% de lignées ayant un grain vert, sans disjonction de couleur (1960)	46 %	81 I_2	61 %	52 I_2

Echelles de notation = départ en végétation : 0 (lent) à 5 (rapide)
port au tallage : 0 (étalé) à 3 (demi-dressé)
stérilité en fécondation libre : 0 (fertile) à 3 (forte stérilité)

Il est intéressant de noter que le caractère léthal récessif « plante sans chlorophylle » est plus fréquent chez les Seigles de pays que chez les Seigles améliorés.

Dans un autre ordre d'idées, il est possible que les Seigles de pays présentent également plus d'altérations chromosomiques que les Seigles améliorés.

La stérilité en fécondation libre chez le Seigle et d'autres espèces allogames serait largement due à de telles altérations (MUNTZING, 1946).

DISCUSSION

Les constatations que nous avons faites au cours de la sélection des lignées sont donc les suivantes :

1. — Les Seigles améliorés grainent plus en autofécondation que les Seigles de pays.

2. — Les Seigles améliorés grainent moins en croisements frère × sœur que les Seigles de pays.

3. — Du point de vue des caractères végétatifs, comme des caractères de reproduction, Seigles de pays et Seigles améliorés forment deux groupes très différents.

4. — Parmi les Seigles améliorés, *Carstens* représente un cas à part en raison de sa forte autofertilité qui influe également sur les résultats des croisements frère × sœur.

La sélection des Seigles améliorés consiste essentiellement dans le choix de familles répondant à certains critères, de taille et de précocité par exemple. Il y a donc restriction de la base génétique. Une sélection pour la fertilité a lieu, également. Les Seigles améliorés présentent donc moins de stérilité en fécondation libre que les Seigles de pays. Sauf indications contraires données ultérieurement par l'évolution des lignées issues des deux groupes, on peut admettre que l'autofertilité supérieure des Seigles améliorés (*Carstens* non compris) n'est qu'apparente et doit être rapportée à ce caractère de plus grande fertilité en fécondation libre.

Malgré cette plus grande fertilité, on constate que le grainage en croisements frère × soeur est meilleur chez les lignées tirées de Seigles de pays que chez les lignées

tirées de Seigles améliorés. Cette différence semble devoir être rapportée à la plus grande variabilité génétique des Seigles de pays.

L'origine de l'auto-incompatibilité chez le Seigle a été étudiée par A. LUNDQVIST (1954-1956).

Cet auteur a également discuté le déterminisme de l'autofertilité, à partir de ses propres travaux (1958) et à partir de travaux plus anciens de H. NILSSON (1960).

On a reconnu depuis longtemps deux sortes d'autofertilité :

— l'autofertilité vraie : cette sorte d'autofertilité est héréditaire ; par sélection, on peut aboutir à des lignées autofertiles, fixées.

— la pseudo-autofertilité : il y a parfois, chez certaines plantes, un non-fonctionnement partiel du mécanisme de stérilité ; le caractère de fertilité en autofécondation présenté par ces plantes ne se retrouve pas chez leur descendance.

LUNDQVIST a reconnu, chez le Seigle *Stålråg*, deux « déterminants » de stérilité qu'il dénomme S et Z. A ces deux « déterminants », correspondent deux séries d'allèles d'incompatibilité. Le système fonctionne de la manière suivante :

— le pollen contenant deux facteurs Sn et Zn existant également dans le style est inhibé et n'a pas de pouvoir fertilisant en compétition ouverte.

— le pollen contenant un seul facteur, Sn ou Zn, du style, ne montre aucun désavantage fonctionnel par rapport au pollen ne contenant aucun facteur du style. L'autofertilité vraie serait due à des recombinaisons à l'intérieur d'un des « déterminants », S ou Z, recombinaisons conduisant à la désorganisation du système d'incompatibilité.

LUNDQVIST pense que ce « double » système d'incompatibilité peut avoir pour origine une duplication ; cette duplication aurait été favorisée par certains avantages sélectifs du « double » système.

Ce même auteur a montré que les plantes homozygotes à un des « déterminants » de stérilité ne sont pas désavantagées par rapport aux plantes hétérozygotes aux deux « déterminants » aux points de vue de la viabilité et du développement végétatif (LUNDQVIST, 1958).

Quand nous autofécondons des plantes I_0 hétérozygotes à un seul des « déterminants » de stérilité, notre méthode de sélection des lignées doit nous donner, en I_2, 50 p. 100 de lignées fixées aux « déterminants » de stérilité, donc stériles en croisements frère × sœur.

En autofécondant des plantes I_0 hétérozygotes aux deux « déterminants » de stérilité, on doit encore avoir, en I_2, 25 p. 100 de telles lignées.

L'expérience montre qu'il n'en est pas ainsi ; aucune des 133 lignées I_2 que nous avons traitées en croisements frère × soeur, en 1960, ne s'est montrée stérile.

On doit donc admettre que les plantes homozygotes aux deux « déterminants » de stérilité ne se reproduisent en aucun cas en autofécondation ; une explication possible est qu'une double dose d'un certain allèle de stérilité, dans le style, inhiberait plus fortement qu'une dose simple le pollen porteur de cet allèle.

D'autre part, on doit également admettre que les plantes homozygotes aux deux « déterminants » de stérilité ont un développement normal. Dans le cas contraire, les lignées issues de plantes hétérozygotes à un seul des « déterminants » de stérilité, telles que S_1 S_2 par exemple, ne contiendraient que des plantes de même formule, S_1 S_2, interstériles. Avec notre système de sélection, nous trouverions donc en I_2 :

— à partir de plantes I_0 hétérozygotes à un seul déterminant de stérilité, 100 p. 100 de lignées stériles en croisements frère × sœur.

— à partir de plantes I_0 hérotozygotes aux deux déterminants de stérilité, 66 p. 100 de lignées stériles en croisements frère × sœur.

Ce n'est pas ce que l'on constate.

On a vu que le grainage en croisements frère × sœur était meilleur chez les lignées issues de Seigles de pays que chez les lignées issues de Seigles améliorés.

Cette différence tient à ce que le pourcentage moyen d'appariements stériles, par lignée I_2, est plus élevé chez les secondes.

On ne peut encore préciser à partir de quel nombre de grains on peut considérer un appariement comme stérile, avec une probabilité donnée (ce point fera l'objet d'un travail ultérieur). Si nous considérons, à titre purement documentaire, les appariements ayant donné de 0 à 3 grains par épi, nous en comptons :

15 p. 100 en moyenne chez les lignées issues de Seigles de pays

25 p. 100 en moyenne chez les lignées issues de Seigles améliorés.

Du point de vue du système d'incompatibilité, une population de Seigle ayant atteint un état d'équilibre doit contenir deux catégories de plantes, chaque catégorie ayant une fréquence déterminée et constante d'une génération à l'autre :

— des plantes simples homozygotes ;

— des plantes doubles hétérozygotes.

Chez des lignées issues de plantes simples homozygotes autofécondées, le pourcentage théorique de croisements frère × sœur stériles est de 37,5 p. 100 ; il est de 14 p. 100 chez des lignées issues de plantes doubles hétérozygotes. (Ces pourcentages représentent la fréquence des rencontres de plantes portant les mêmes allèles aux « déterminants » de stérilité).

Il est donc probable qu'il y a, chez les Seigles améliorés, plus de plantes simples homozygotes et moins de plantes doubles hétérozygotes aux « déterminants » de stérilité que chez les Seigles de pays.

Cette plus grande fréquence des plantes simples homozygotes, chez les Seigles améliorés, peut s'expliquer par la restriction de la base génétique introduite par la sélection.

LES HYBRIDES

MATÉRIEL ET MÉTHODES

En 1959, nous avons mis en essai, à Clermont, seize hybrides F_1 entre *Petkus* d'une part et des lignées pratiquement fixées d'autre part. Ces hybrides avaient été obtenus à partir de croisements en fécondation libre réalisés en 1958 en isolant chaque lignée dans une parcelle de *Petkus* La parcelle de *Petkus* comportait des semis échelonnés du testeur afin d'assurer une bonne coïncidence entre la floraison de celui-ci et celle de la lignée.

Les lignées utilisées se classaient en deux catégories de comportement différent au regard de l'autofécondation (lignées autofertiles et lignées non-autofertiles).

RÉSULTATS

On trouvera dans le tableau ci-après les caractéristiques des lignées d'origine non mélangée (lignées issues de Seigles de pays et lignées issues de Seigles améliorés) et celles de leurs hybrides avec *Petkus*.

Quelques caractéristiques comparées de lignées de seigle autofertiles et non-autofertiles et de leurs hybrides avec Petkus.

Lignées	Nature	Taille en cm	Précocité (décalage en jours par rapport à Petkus)	Pourcentage de stérilité en fécondation libre, en 1960 (¹) (Moyenne de 10 épis)	Nombre moyen de grains par épi en fécondation libre, en 1960 (Moyenne de 10 épis)	Nombre moyen de grains par épi en autofécondation (lignées autofertiles) ou en « sib » (lignées non autofertiles) en 1960	% d'autogamie en croisement naturel avec Petkus	Poids de 1000 grains	Hybrides	Rendement % Petkus	Verse (0 = non versé) (10 = verse totale)	Taille en cm	Précocité (décalage en jours par rapport à Petkus)	% de stérilité en fécondation libre en 1960 (Moyenne de 10 épis)	Poids de 1000 grains
10	Issue de Seigle amélioré Autofertile	90	0	28	53	38	31	22	10 × Petkus	91,5	1,3	149	— 2	25	30
17	—	115	0	20	68	45	38	28	17 × Petkus	96,8	5	166	— 1,7	17	30
18	—	120	+ 4	30	60	41	39	23	18 × Petkus	93,2	4,3	169	0	13	27
23	—	125	+ 5	28	57	47	58	29	23 × Petkus	96,1	0,3	154	+ 1	17	28
44	—	120	+ 2	23	67	48	49	23	44 × Petkus	92,4	0,3	159	0	14	27
Moyenne		114	+ 2,2	26	61	44	43	25	Moyenne	94,0	2,2	159	— 0,5	17	28
65	Issue de Seigle de pays. Non-autofertile	120	— 5	39	43	7	44 (²)	26	65 × Petkus	93,8	2,0	160	— 11	15	32
84	—	130	— 1	28	49	10	16	36	84 × Petkus	103,7	2,7	156	— 2,3	28	35
117	—	160	— 1	non analysé	non analysé	6	22	34	117 × Petkus	95,7	3,0	169	— 2	non analysé	29
119	—	140	— 2	41	48	10	24	42	119 × Petkus	98,2	2,7	167	— 6,4	29	34
Moyenne		137	— 2,2			8	26	35	Moyenne	97,9	2,6	163	— 5,4		32
Petkus témoin		162	12/5/60 (³)	19	80			38	Petkus témoin	100 = 42 qx/ha	1,3	165	9/5/60 (³)	19	31

(¹) = Nombre de fleurs stériles/nombre total de fleurs d'un épi.
(²) = Dans la parcelle de croisement, la lignée 65 n'a pas eu une bonne concordance de floraison avec Petkus.
(³) = Epiaison.

Remarques :

I. — Les chiffres du tableau qui concernent les lignées ont été obtenus à partir de pépinière ; ceux qui concernent les hybrides ont été obtenus à partir d'essais. Cependant les pourcentages de stérilité en fécondation libre ont été obtenus de pépinière à la fois pour les lignées et pour les hybrides.

II. — Le caractère « rapidité de départ en végétation » n'a pas été noté systématiquement sur les hybrides. Cependant la supériorité du deuxième groupe d'hybrides sur le premier, à ce point de vue, a été remarquée.

III. — On peut fixer des lignées non-autofertiles, qui ne grainent pas en autofécondation, et qu'on homogénéise et conserve en croisements frère × sœur. Etant donné le petit nombre de lignées âgées dont nous disposions jusqu'à ces dernières années, on ne sait pas si la relation entre l'autofertilité des lignées et leur origine, qui semble ressortir de ce tableau, a une signification.

IV. — La disparition du mécanisme de stérilité est totale chez les lignées autofertiles. Les différences constatées entre les nombres moyens de grains par épi en autofécondation et en fécondation libre, chez ces lignées, sont imputables à la dichogamie et aux conditions de la fécondation sous sachet.

V. — On remarquera que des lignées d'une certaine précocité donnent des hybrides d'une précocité supérieure. Ce fait est bien connu chez le Maïs.

DISCUSSION

Nous avons calculé les coefficients de corrélation entre les valeurs d'un caractère donné chez les lignées et les valeurs de ce même caractère chez les hybrides ; on trouvera ci-dessous ces différents coefficients.

Nature du caractère	Valeur observée du coefficient de corrélation	Valeur limite du coefficient de corrélation au seuil 0,05
Taille	0,68	0,67
Précocité	0,89	0,67
Poids de 1000 grains	0,71	0,67
Stérilité en fécondation libre	0,33	0,71

Remarque :

En ce qui concernent le poids de 100 grains, interviennent, chez les lignées, des questions d'échaudage, de taille de l'épi et de stérilité, qui affaiblissent artificiellement la corrélation entre les valeurs du caractère chez les lignées et leurs hybrides.

Les coefficients de corrélation qui concernent la taille, la précocité, le poids de 1000 grains sont significatifs au seuil 0,05. Il y a donc une certaine transmissibilité de ces caractères, des lignées à leurs hybrides. (On notera la valeur élevée du coefficient de corrélation qui se rapporte à la précocité).

Il n'en est pas de même en ce qui concerne la stérilité en fécondation libre ; pour ce caractère, la valeur observée du coefficient de corrélation est bien au-dessous du seuil de signification. Le tableau indique que le rétablissement de la fertilité

en fécondation libre chez l'hybride, donc la valeur complémentaire du testeur *Petkus* à ce point de vue, varient suivant la lignée en cause.

Si on compare les lignées autofertiles et les lignées non-autofertiles, on constate que ces dernières ont en moyenne une taille plus haute, un grain plus gros, un pourcentage d'autogamie en croisement naturel avec *Petkus* moins élevé (chez une lignée non-autofertile, comme chez une variété-population de Seigle, une plante ne peut être normalement fécondée par son propre pollen).

En ce qui concerne les deux groupes d'hybrides, on note une différence de rendement d'environ 4 p. 100 par rapport à *Petkus*, en faveur du groupe issu de lignées non-autofertiles. Cette différence, bien que faible, est probablement significative.

Les pourcentages d'autogamie des lignées ont-ils influé sur les rendements des hybrides ?

Indiquons que les doses de semis en essais correspondaient en définitive à :

— 152 grains hybrides par m² en moyenne pour les lignées autofertiles,

— 197 grains hybrides par m² en moyenne pour les lignées non-autofertiles,

— 266 grains par m² pour *Petkus*,

et que dans ces limites, chez le blé, on admet qu'il y a en général compensation pour le rendement.

L'utilisation d'hybrides de ce genre donne la possibilité de modifier *Petkus* d'une façon appréciable en ce qui concerne la rapidité de départ en végétation, la précocité (les précocités, relativement resserrées en Limagne, sont beaucoup plus étalées en montagne), peut-être la couleur du grain (84 est à grain jaune), tous caractères appréciés en demi-montagne.

Le stade ultérieur de l'amélioration doit être l'obtention d'une véritable variété synthétique. Dans ce but, des hybrides entre lignées sont en voie de création. Le principe est de mélanger, dans la variété synthétique, des nombres égaux de lignées « de pays » et de lignées « améliorées », à la fois parce que nous avons besoin de certains caractères apportés par les lignées « de pays » et pour obtenir le maximum d'hétérosis. Evidemment, l'évolution de cette variété synthétique devra être suivie au cours des générations de multiplication.

L'objection faite parfois à la création de variétés synthétiques de Seigle est qu'on obtiendra probablement des variétés présentant un certain degré d'autogamie ayant un effet dépressif sur le rendement. La valeur de cette objection ne pourra être précisée qu'après étude de nombreuses variétés de ce type.

Cette objection peut être levée si on utilise seulement des lignées non-autofertiles et ceci peut être un argument en faveur de la sélection de telles lignées.

Notons que ces lignées non-autofertiles, bien qu'en moyenne plus hautes que les lignées autofertiles, donnent des hybrides de taille sensiblement équivalente. Si ce phénomène est confirmé, il est important.

La méthode des croisements frère × sœur assure, en même temps qu'une fixation (lente) le maintien de l'hétérozygotie aux « déterminants » de stérilité ; la meilleure vigueur végétative des lignées non-autofertiles peut être, au moins en partie, une conséquence de ce fait.

L'observation montre qu'il existe une variabilité assez faible mais décelable chez les lignées non-autofertiles ayant atteint la fixité théorique ; cette variabilité n'est nullement un obstacle à leur utilisation.

CONCLUSION

L'emploi de lignées pratiquement fixées, dans l'amélioration du Seigle, apparaît comme une méthode valable. La constitution de lignées permet de trier les meilleurs génômes avec une grande rigueur. La création ultérieure de variétés synthétiques permettra de progresser encore dans la connaissance de cette méthode d'amélioration. Il faut toutefois insister sur le fait que la réussite, dans ce domaine, est liée à l'obtention d'un nombre élevé de lignées, donc à l'importance du travail de sélection.

On a parfois associé acquisition de l'autogamie et perfectionnement des céréales. Notre méthode de sélection permet soit le maintien de l'allogamie soit l'acquisition, au moins partielle, de l'autogamie. Cependant, on ne sait pas quelle pourrait être la réaction de l'espèce à l'introduction de l'autogamie. Il y a là un domaine de travail qui est encore pratiquement inexploré.

Reçu pour publication en avril 1961.

SUMMARY

PRELIMINARY DATA ON THE USE OF PURE LINES IN RYE BREEDING

Rye breeding at the Plant Breeding Station of Clermont-Ferrand directs its efforts towards the obtention of relatively fixed lines and their use in the realisation of synthetic varieties by hybridization.

The method used for selecting lines appeals both to selfing and to sib-matings.

The treated material is divided into two main groups : local populations of rye on one hand, and improved varieties on the other (type : *Petkus*).

Selection within these groups has allowed a few comparisons concerning their respective characteristics of vegetation and reproduction. The possible origin of the different responses of the two groups to selfing and to sib-matings is discussed.

A few hybrids between *Petkus* and old lines have been put in trials. These experiments have given a few preliminary information about :

— the combining ability of the lines, compared with*Petkus*.

— the transmission of some characters of the lines to their hybrids.

Later on, this may lead to the creation of real synthetic varieties, only from lines. It is possible, in this propect, that the utilization of self-incompatible lines be more advisable.

ZUSAMMENFASSUNG

ANGABEN ÜBER DIE BENÜTZUNG REINER LINIEN IN DER ROGGENZÜCHTUNG

Die Roggenauslese in der Station zu Clermont ist auf Erziehung relativ fixierter Linien gerichtet, und ihre Benützung in Kreuzungen auf die jenige synthetischer Sorten.

Die benützte Methode der Linien auslese nimmt gleichzeitig die Selbstbefruchtung und die Kreuzung Bruder *x* Schwester in Anspruch.

Das verwendete Material teilt sich in zwei Hauptgruppen auf : Landroggen einerseits, berbesserter Roggen mit Petkus als Vertreter, andrerseits.

Die Auslese innerhalb dieser Gruppen erlaubte es, manche Vergleiche anzustellen, ihre vegetativen Eigenschaften und diejenigen ihrer Vermehrung betreffend.

Das Warum der Reaktionsunterschiede der zwei Gruppen in Bezug auf Selbstbefruchtung und auf Kreuzungen Bruder *x* Schwester ist unbestimmt.

Es wurden einige Hybride zwischen Petkus und älteren Linien auserprobt. Diese Versuche gaben und einige Hinweise, was :

— den Wert des Hybriden gegenüber Petkus and,

— die Ubertragung gewisser Merkmale der Linien auf die Hybriden betrifft.

Man deutet für die Zukunft an die Neuzüchtung wirklich zynthetischer Sorten, einzig und allein von Linien ausgehend. Es ist möglich, dass für dieses Ziel die Benützung selbst nicht fruchtbarer Linien vorzuziehen ist.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERBIGIER A., 1960. La dichogamie chez le seigle. *Ann. Amélior. Plantes*, **10**, 333-337.
LUNDQVIST A., 1954. Studies on self-sterility in rye. *Hereditas*, **40**., 278-294.
LUNDQVIST A., 1956. Self-incompatibility in rye. I. Genetic control in the diploïd. *Hereditas*, **42**, 293-348.
LUNDQVIST A., 1958. Self-incompatibility in rye. III. Homozygosity for incompatibility factors in relation to viability and vegetative development. *Hereditas*, **44**, 174-188.
LUNDQVIST A., 1958. Self-incompatibility in rye. IV Factors. related to self seeding. *Hereditas*, **44**, 193-256
LUNDQVIST A., 1960. The origin of self-compatibility in rye. *Hereditas*, **46**, 1-19.
MUNTZING A., 1946. Sterility in rye populations. *Hereditas*,**32**, 521-549.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11**, (3), 325-336.

NOTATION VISUELLE DE L' « ASPECT D'ÉCHAUDAGE » DU GRAIN DE BLÉ TENDRE A MATURITÉ

J. PAQUET

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif-Central, Clermont-Ferrand

SOMMAIRE

L'expression « aspect d'échaudage » s'applique à un grain présentant le même aspect qu'un grain ayant subi des températures excessives au cours de la maturation. Cet aspect d'échaudage peut être déterminé par des causes diverses et de ce fait est un phénomène fréquent.

Parmi les symptômes d'échaudage visibles sur le grain, quatre ont été retenus pour la notation : rides dorsales, rides ventrales, faces latérales ridées ou creuses, aspect anguleux des bords du sillon. Les quatre pourcentages des grains présentant l'un ou l'autre de ces symptômes sont calculés. La note d'aspect d'échaudage est proportionnelle à la somme de ces pourcentages. Une méthode rapide permet de déterminer cette note par le calcul d'un seul pourcentage.

La validité de cette notation a été contrôlée sur des échantillons des variétés *Cappelle* et *Etoile de Choisy* provenant de l'ensemble du réseau d'essais I. N. R. A. 1959.

I. DÉFINITION DE L'ASPECT D'ÉCHAUDAGE

Un grain « échaudé » se reconnaît facilement : le grain est plus ou moins ridé, le sillon plus ou moins profond et à bords anguleux, les faces latérales plus ou moins creusées.

Cet aspect du grain est souvent la conséquence, comme le terme d' « échaudage » le suggère, de températures excessives (coups de chaleur).

D'autres causes, comme la verse mécanique, la réduction relative de la luminosité, des attaques de parasite (Piétins, Rouilles, Septoria, Oïdium, etc...) peuvent déterminer un aspect du grain identique.

C'est de cet aspect échaudé du grain, consécutif à l'action d'un ou plusieurs de ces phénomènes (« coup de chaleur » compris) dont il sera question dans cette note.

II. IMPORTANCE AGRONOMIQUE DU PROBLÈME

L'échaudage du grain de blé, du fait qu'il peut être déterminé par des conditions climatiques ou pathologiques diverses est un phénomène fréquent (JONARD 1951, CHEVALIER 1957).

Les chutes de rendement déterminées par les diverses causes d'échaudage peuvent être très importantes : de l'ordre de 20 p. 100 dans le cas d'une attaque précoce et importante de Rouille noire (ECOCHARD, GILLET, TRINQUAND 1954), 10 à 15 p. 100 dans le cas d'un coup de chaleur (GESLIN 1958), plus de 50 p. 100 si plusieurs conditions susceptibles de déterminer un échaudage se trouvent cumulées (CHEVALIER 1957).

Lorsqu'il s'agit de parasites (maladies, insectes), il est possible d'agir efficacement :

— soit en rendant la plante héréditairement résistante par sélection,

— soit en limitant temporairement le développement du parasite (fongicides, insecticides).

Par contre, en ce qui concerne les phénomènes d'origine climatique, étant donné l'impossibilité actuelle d'une action directe sur le phénomène lui-même, nous sommes beaucoup moins bien armés.

En ce qui concerne la verse, le problème semble cependant en voie de solution par l'augmentation du niveau de résistance des variétés et par l'application de méthodes culturales appropriées (faibles densités de semis, fumures rationnelles).

Reste l'échaudage par « coup de chaleur ». Jusqu'à maintenant, la sélection s'est surtout attachée à éviter une concordance trop étroite entre la phase de sensibilité de la plante et la période moyenne des « coups de chaleur » dans une région déterminée (sélection de variétés précoces). De telles variétés ont l'inconvénient de n'être valables que dans un ensemble climatique déterminé. D'autre part, une augmentation de la précocité peut avoir une action défavorable sur le rendement.

Aussi le sélectionneur a tendance à s'orienter maintenant (CHEVALIER 1957 MOULE 1960) vers la recherche de variétés présentant une résistance réelle à l'action des « coups de chaleur ». Mais, là aussi, on peut craindre qu'une sélection poussée pour la résistance n'aboutisse à des variétés de faible productivité.

Seule une étude comparative des effets de « coups de chaleur » en conditions contrôlées peut permettre de résoudre ce problème de sélection.

Dans une telle étude, la valeur des observations dépend directement du choix du système de notation des effets de l'échaudage. Ce système de notation doit être suffisamment objectif et précis pour permettre des notations comparables quels que soient l'observateur, la date et le lieu d'observation.

III. DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Les travaux sur ce sujet sont peu nombreux.

JONARD (1951), dans son ouvrage sur les blés tendres cultivés en France, accompagne la description du grain échaudé (grain « mal rempli, à contours anguleux, à sillon large et profond, à texture vitreuse ») d'une figure montrant, en comparaison avec un grain normal, des grains légèrement échaudés et des grains échaudés.

Un essai de notation de l'échaudage est dû à CHEVALIER (1957) qui utilise l'échelle suivante (en regard le symbole de notation correspondant) :

— grain « gonflé » beau g
— grain assez beau a
— grain « frisant » l'échaudage, tendance à peine perceptible à un léger échaudage f
— grain un peu échaudé, échaudage peu accusé mais incontestable é
— grain échaudé E
— grain très échaudé EE

Lorsqu'un échantillon présente une certaine hétérogénéité d'échaudage :

— Si les grains différents sont en faible minorité (1/4 tout au plus), cet échaudage est noté entre parenthèses, ex : f (E).

— Si les grains différents sont en proportion à peu près égales, les symboles sont séparés par le signe + : Ex : é + E, é + E + EE.

Cette notation est assez subjective.

IV. MÉTHODE DE NOTATION VISUELLE PROPOSÉE

L'analyse est effectuée sur 5 à 10 grammes de grains, Les grains présentant une altération (1) sont éliminés.

La méthode comporte le calcul de quatre pourcentages :

1 — Pourcentage de grains présentant des rides sur la face dorsale (photographie 1 : grains situés à gauche du trait).

2 — Pourcentage de grains présentant des rides sur la face ventrale (Photographie 2 : grains situés à gauche du trait).

3 — Pourcentage de grains présentant : — des faces latérales légèrement ridées ou creusées (Photographie 3 : grains situés à gauche du trait), — ou un sillon à bords anguleux à très anguleux (Photographie 4 : grains situés à gauche du trait en pointillé).

4 — Pourcentage de grains à bords du sillon très anguleux (Photographie 4 : grains situés à gauche du trait plein). Le grain présente soit des faces latérales très creuses, soit un sillon en forme de cuvette très accentuée (faces dorsale et ventrale très proches).

La note d'échaudage, ramenée à une échelle de 0 (absence) à 10, est donnée par la formule :

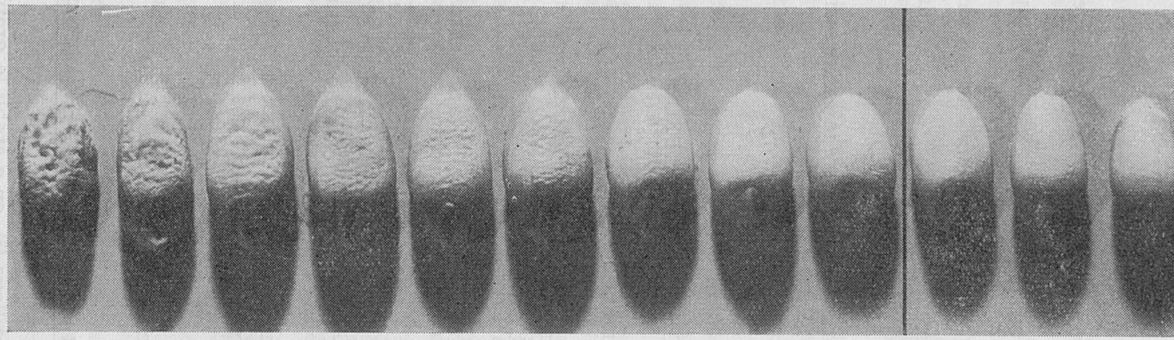
$$Ae = \frac{\text{Pourcentage 1} + \text{Pourcentage 2} + \text{Pourcentage 3} + \text{Pourcentage 4}}{40}$$

A partir de l'étude d'une série d'échantillons (2), on a établi le graphique I qui donne la note d'échaudage en fonction des quatre pourcentages définis ci-dessus.

(1) Altérations les plus fréquemment constatées : — Piqûres de punaises déterminant une déformation localisée du grain ; — Grains charançonnés, alucités — Septoriose : marbrures dorsales brunes sans limites très nettes — « Moucheture » : tache brune localisée à la région de l'embryon, — Début de germination du grain — Teinte blanchâtre du grain consécutive soit à une attaque de Fusarium, soit à une pluviosité abondante à l'époque de la récolte.

(2) Analyse de 78 lots : collection Clermont 1957 (63 échantillons), semis échelonnés Clermont 1958, Magdalena et Hybride de Bersée (5 échantillons), essais du réseau INRA 1959, Cappelle (10 échantillons).

CRITÈRES D'ASPECT D'ÉCHAUDAGE

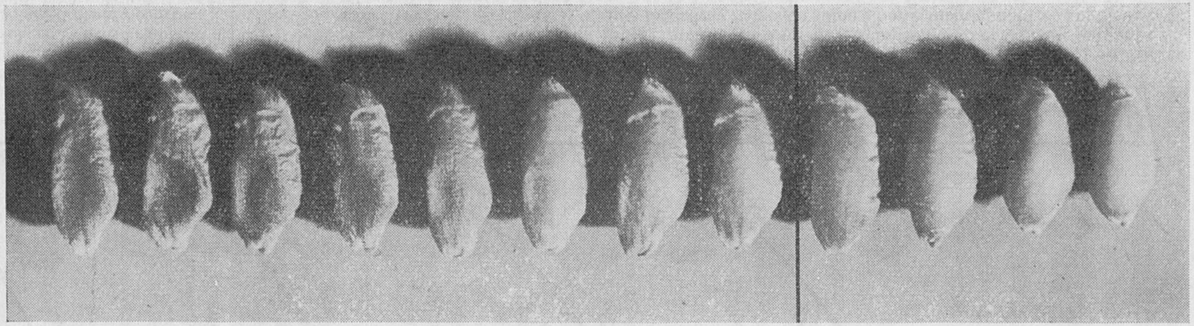


1 : *Face dorsale ridée : grains situés à gauche du trait.*

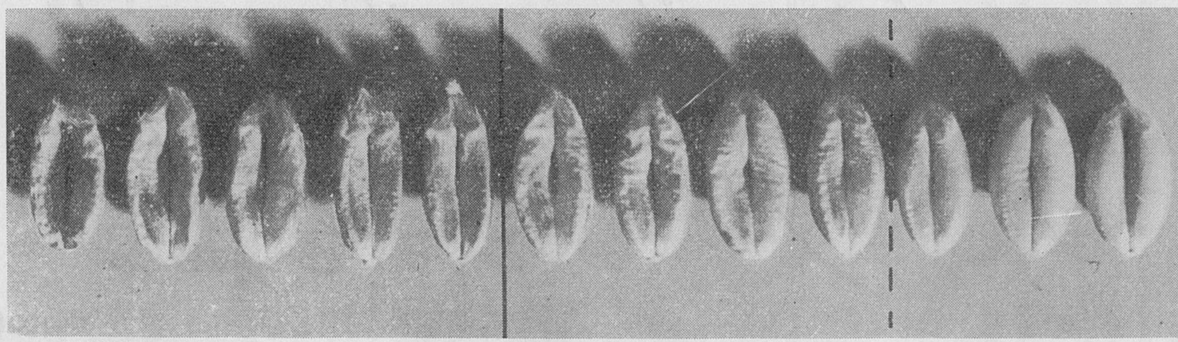


2 : *Face ventrale ridée : grains situés à gauche du trait.*

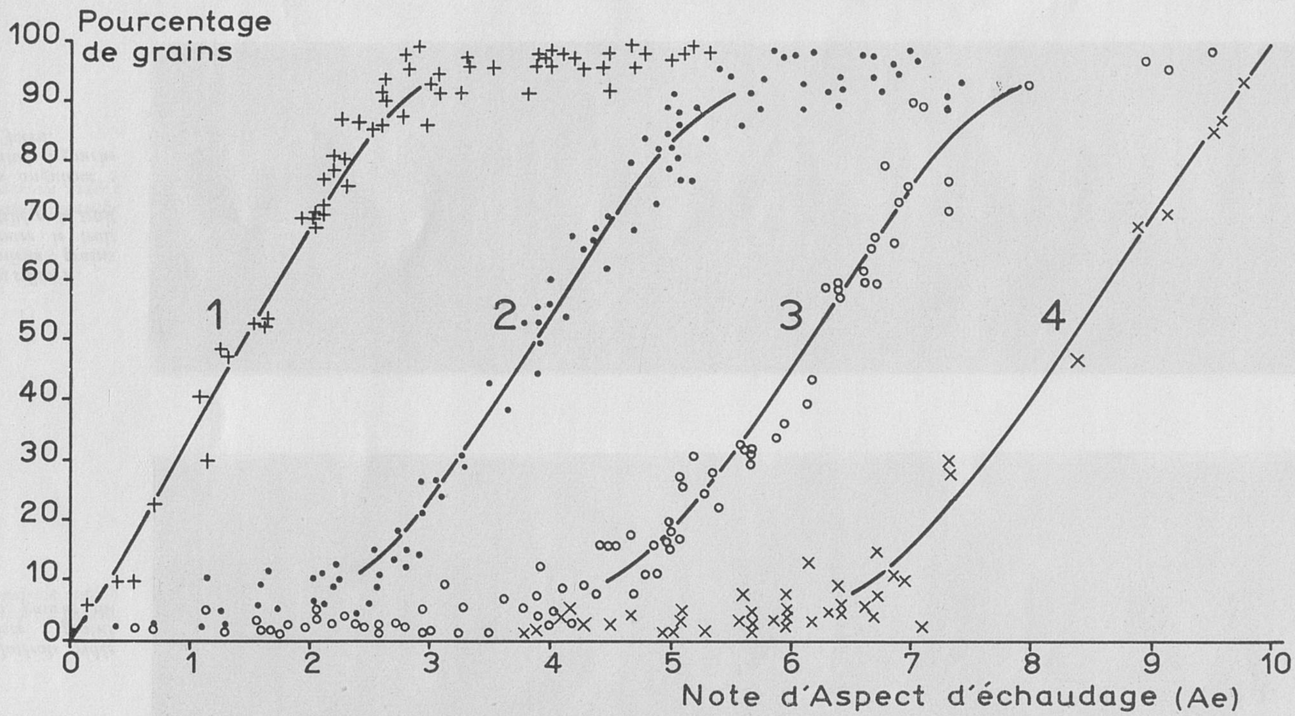
3 : *Face latérale ridée ou creusée : grains situés à gauche du trait.*



4 *Bords du sillon :*
a) anguleux : grains situés entre le trait en pointillé et le trait plein.
b) trés anguleux ; grains situés à gauche du trait plein.



L. Gendre, Clermont-Ferrand.



Graphique 1 — Relation entre la note d'aspect d'échaudage et le pourcentage des grains présentant l'un des symptômes d'échaudage suivant : — rides sur la face dorsale : courbe 1 ; — rides sur la face ventrale : courbe 2 ; — faces latérales creuses ou sillon à bords anguleux à très anguleux : courbe 3 ; — sillon à bords très anguleux : courbe 4. (Les points correspondant à 0 p. 100 et à 100 p. 100 ne sont pas figurés).

Ce graphique montre que, pour un échantillon donné, la note d'échaudage peut être appréciée par l'établissement d'un seul pourcentage. La seule connaissance du pourcentage 1 permet en effet de déterminer les notes comprises entre 0 et 2,6. Le pourcentage 2 permet de déterminer les notes comprises entre 2,6 et 5, le pourcentage 3 les notes comprises entre 5 et 7,4, le pourcentage 4 les notes comprises entre 7,4 et 10.

Pour rendre plus commode cette notation rapide, le graphique 1 a été transcrit sous forme d'un tableau (tableau 1) donnant directement la note d'échaudage en fonction de chacun des pourcentages définis ci-dessus.

TABLEAU I

Etablissement de la note d'aspect d'échaudage

1	Pourcentage de grains présententant des rides sur la face dorsale (Photographie 1 : grains situés à gauche du trait)	0	6	12	19	26	33	40	47	54	61	68	75	81	87
	Note d'aspect d'échaudage	0,0	0,2	0,4	0,6	0,8	1,0	1,2	1,4	1,6	1,8	2,0	2,2	2,4	2,6
2	Pourcentage de grains présentant des rides sur la face ventrale (Photographie 2 : grains situés à gauche du trait)	14	19	24	30	36	42	48	54	60	67	73	78	83	
	Note d'aspect d'échaudage	2,6	2,8	3,0	3,2	3,4	3,6	3,8	4,0	4,2	4,4	4,6	4,8	5,0	
3	Pourcentage de grains présentant : — des faces latérales légèrement ridées ou creusées (Photographie 3 : grains situés à ganche du trait), — ou un sillon à bords anguleux à très anguleux (Photographie 4 : grains situés à gauche du trait en pointillé)	19	23	27	33	39	45	51	57	63	70	76	81	85	
	Note d'aspect d'échaudage	5,0	5,2	5,4	5,6	5,8	6,0	6,2	6,4	6,6	6,8	7,0	7,2	7,4	
4	Pourcentage de grains à bords du sillon très anguleux (Photographie 4 : grains situés à gauche du trait plein). Le grain présente soit des faces latérales très creuses, soit un sillon en forme de cuvette très accentuée (faces dorsale et ventrale très proches)	25	30	35	41	47	53	59	65	71	77	83	89	94	100
	Note d'aspect d'échaudage	7,4	7,6	7,8	8,0	8,2	8,4	8,6	8,8	9,0	9,2	9,4	9,6	9,8	10,0

La marche à suivre pour l'établissement de la note d'échaudage est alors la suivante :

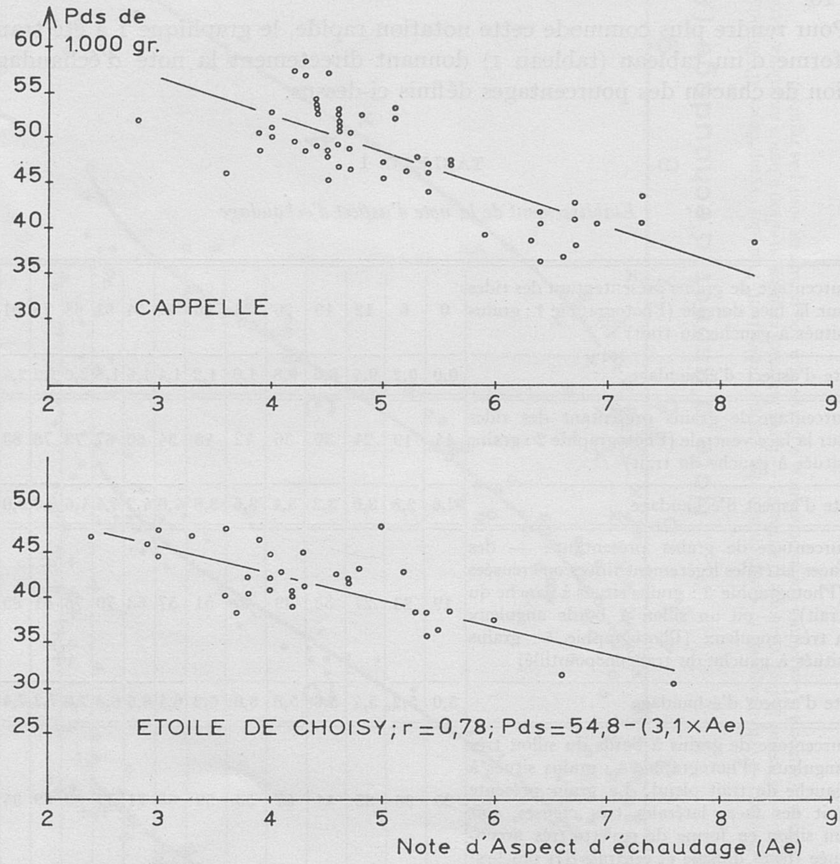
A. *Observation de la face dorsale du grain.*

Placer les grains provenant d'un échantillon de 5 à 10 grammes sur une plaque de verre d'environ 18 cm × 12 cm, côte à côte, face dorsale visible. Éliminer les grains présentant une altération. Un fond vert mat favorise l'observation.

a) L'échantillon présente approximativement plus de 15 p. 100 de grains à face dorsale lisse. Établir le pourcentage indiqué au tableau 1-1. Vérifier 2 fois le tri, la

plaque étant tournée à chaque fois d' 1/4 de tour. Lire la note d'aspect d'échaudage en regard du pourcentage .. *tableau* 1-1

a) L'échantillon présente peu (moins de 15 p. 100) ou pas de grains à face dorsale lisse.. *B*



Graphique II — Aspect d'échaudage et poids de 1000 grains. Échantillons de *Cappelle* et *Etoile de Choisy* (origine : essais I. N. R. A. 1959, toutes régions).

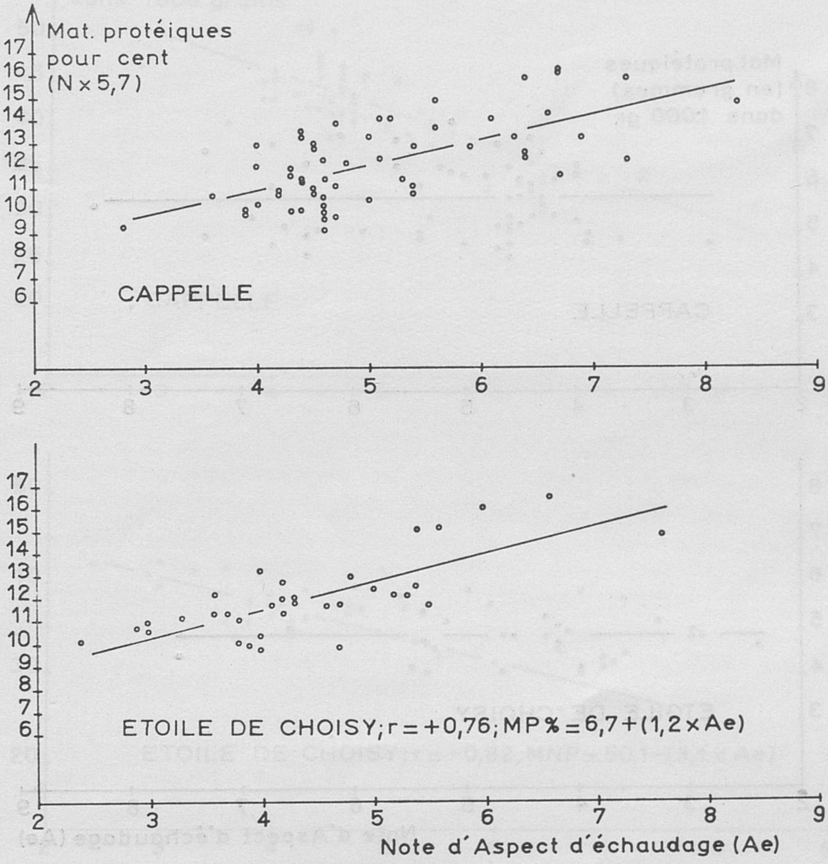
B. *Observation des faces ventrale et latérale du grain.*

Placer sur les grains une seconde plaque de verre recouverte de feutrine verte. Retourner l'ensemble. Éliminer le reste des grains présentant une altération parasitaire (grains dont l'altération n'était pas visible lors de l'observation de la face dorsale).

b) L'échantillon présente approximativement plus de 15 p. 100 de grains à face ventrale lisse et bords du sillon arrondis. Établir le pourcentage indiqué au tableau 1-2. Vérifier 2 fois le tri, la plaque étant tournée à chaque fois d' 1/4 de tour. Lire la note d'échaudage en regard du pourcentage *tableau* 1-2

b) L'échantillon présente peu (moins de 15 p. 100), ou pas de grains de ce type .. *c*

c) L'échantillon présente approximativement plus de 15 p. 100 de grains à faces latérales lisses et à sillon à bords arrondis ou tout au plus légèrement anguleux vers la base du grain. Établir le pourcentage indiqué au tableau 1-3. Vérifier 2 fois le tri, la plaque étant tournée à chaque fois d' 1/4 de tour. Lire la note d'échaudage en regard du pourcentage .. *tableau* 1-3



Graphique III — Aspect d'échaudage et teneur en matières protéiques. Échantillons de *Cappelle* et *Etoile de Choisy* (origine : essais I. N. R. A. 1959, toutes régions).

c) L'échantillon présente moins de 15 p. 100 de grains de ce type. Établir le pourcentage indiqué au tableau 1-4. Vérifier 2 fois le tri, la plaque étant tournée à chaque fois d'1/4 de tour. Lire la note d'échaudage en regard du pourcentage.

.. *tableau* 1-4

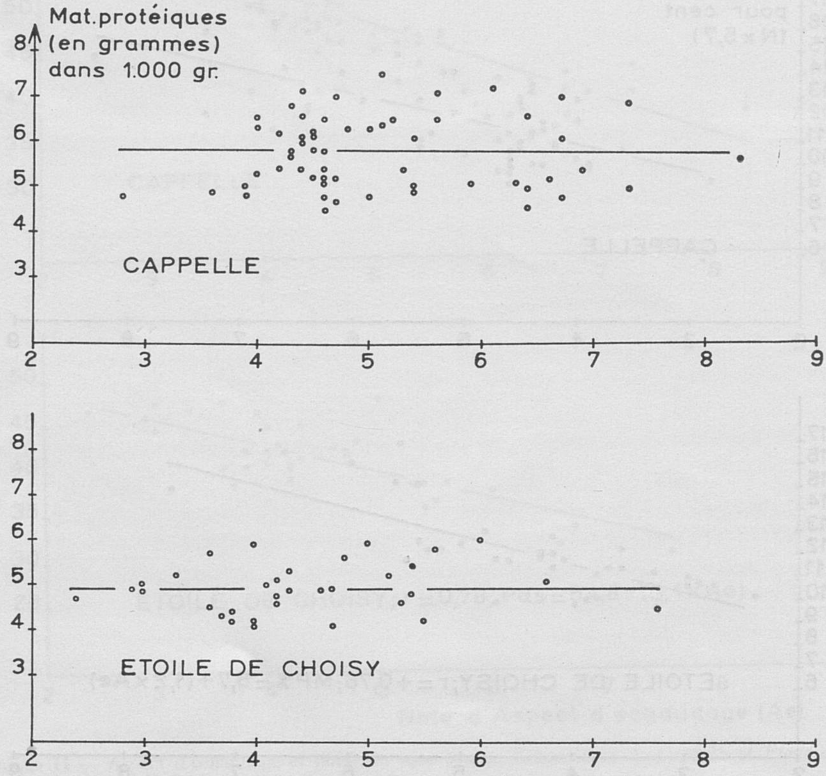
Deux personnes, l'une disposant les grains sur une plaque de verre, l'autre effectuant le tri, peuvent analyser 5 à 7 échantillons à l'heure.

V. VALIDITÉ DE CETTE NOTATION

57 échantillons de la variété *Cappelle* et 34 échantillons de la variété *Etoile de Choisy* provenant d'essais réalisés par l'INRA en 1959 dans l'ensemble des régions françaises productrices de blé tendre (1) ont été analysés du point de vue :

— Symptômes d'échaudage,

— Poids de 1000 grains,



Graphique IV — Aspect d'échaudage et poids de matières protéiques contenu dans 1000 grains. Échantillons de *Cappelle* et *Etoile de Choisy* (origine : essais I. N. R. A. 1959, toutes régions).

— Teneur en matières protéiques (N × 5,7), (2)

— Poids de matières protéiques contenu dans 1000 grains,

— Poids de matières non protéiques contenu dans 1000 grains.

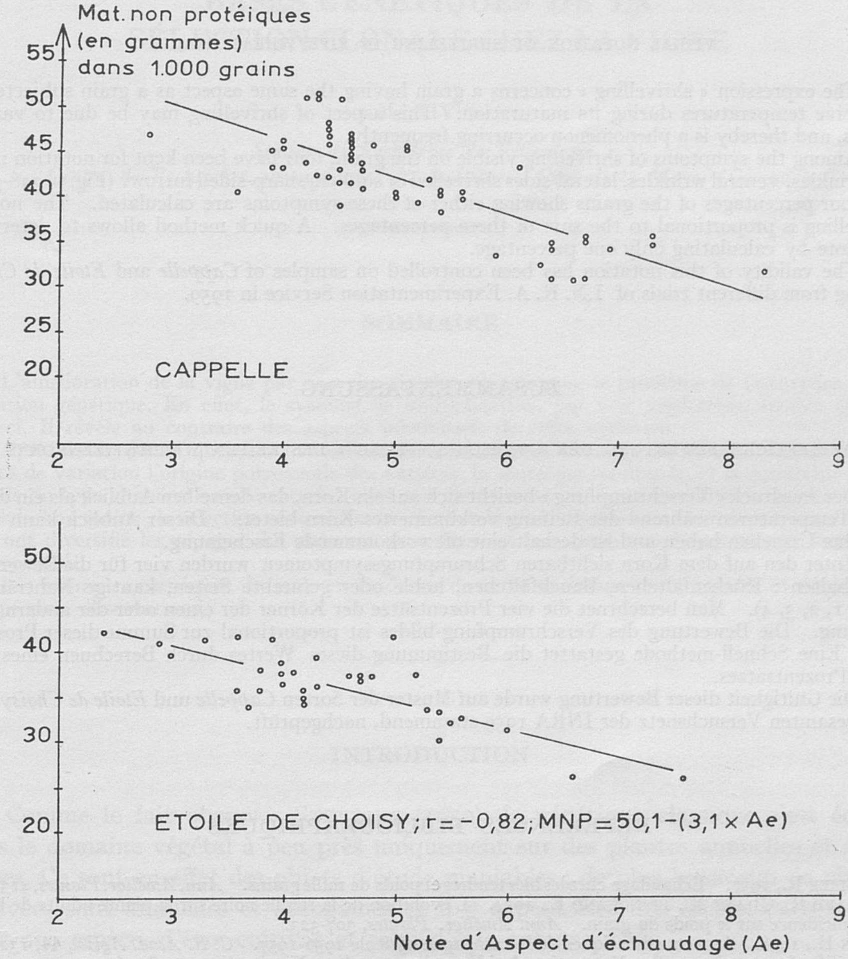
(1) Échantillons fournis par les Stations d'Amélioration des Plantes de Versailles, Rennes, Montpellier, Dijon, Clermont-Ferrand.

(2) Analyses effectuées par la Station d'Agronomie de Clermont-Ferrand.

Les graphiques suivants mettent en évidence (3) :

— une relation inverse entre la note d'échaudage et le poids de 1000 grains (graphique 2). Cette relation est surtout marquée pour des notes supérieures à 5.

— une relation directe entre note d'échaudage et teneur en protéines (graphique 3).



Graphique V — Aspect d'échaudage et poids de matières non protéiques contenu dans 1000 grains. Échantillons de *Cappelle* et *Etoile de Choisy* (origine : essais I. N. R. A. 1959, toutes régions).

— une absence de relation entre la note d'échaudage et le poids de matières protéiques contenu dans 1000 grains (graphique 4).

— une relation inverse entre la note d'échaudage et le poids de matières non protéiques contenu dans 1000 grains (graphique 5).

(3) Les cœfficients de corrélation n'ont pu être calculés que pour *Etoile de Choisy*, la distribution marginale des notes d'échaudage de *Cappelle* n'étant pas normale au seuil de 0,05.

L'existence de ces relations permet de penser que la méthode utilisée est bonne et d'une valeur générale.

Reçu pour publication en mars 1961.

SUMMARY

VISUAL NOTATION OF SHRIVELING IN RIPE WHEAT GRAIN

The expression « shrivelling » concerns a grain having the same aspect as a grain subjected to excessive temperatures during its maturation. This aspect of shrivelling may be due to various causes, and thereby is a phenomenon occurring frequently.

Among the symptoms of shrivelling visible on the grain, four have been kept for notation : dorsal wrinkles, ventral wrinkles, lateral sides shrivelled or sunken, sharp-sided furrow. (Fig. p. 328-329). The four percentages of the grains showing either of these symptoms are calculated. The note of shrivelling is proportional to the sum of these percentages. A quick method allows to determine this note by calculating only one percentage.

The validity of this notation has been controlled on samples of *Cappelle* and *Etoile de Choisy* coming from different trials of I.N. R. A. Experimentation Service in 1959.

ZUSAMMENFASSUNG

AUSSERLICHE BEWERTUNG DER « VERSCHRUMPFUNG » DES REIFEN WEICHWEIZENKORNS

Der Ausdruck « Verschrumpfung » bezieht sich auf ein Korn, das denselben Aublick als ein durch hohe Temperaturen während der Reifung verkümmertes Korn bietet. Dieser Aublick kann verschiedene Ursachen haben und ist deshalt eine oft vorkommende Erscheinung.

Unter den auf dem Korn sichtbaren Schrumpfungssymptomen wurden vier für die Bewertung festgehalten : Rückenfältchen, Bauchfältchen, hohle oder gefurchte Seiten, kantige Nahtränder. (Abb. 1, 2, 3, 4). Man berechtnet die vier Prozentsätze der Körner der einen oder der andern Erscheinung. Die Bewertung des Verschrumpfung-bildes ist proportional zur Summe dieser Prosentsätze, Eine Schnell-methode gestattet die Bestimmung dieses Wertes durch Berechnen eines einzigen Prozentsatzes.

Die Gültigkeit dieser Bewertung wurde auf Muster der Sorten *Cappelle* und *Etoile de Choisy*, aus dem gesamten Versuchsnetz der INRA 1959 stammend, nachgeprüft.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CHEVALIER R., 1957. Échaudage chez les blés tendres et poids de mille grains. *Ann. Amélior. Plantes*, 413-430.

ECOCHARD R., GILLET M., TRINQUAND E., 1954. L'évolution de la rouille noire sur la plante adulte de blé et son incidence sur le poids du grain. *Ann. Amélior. Plantes*, 307-323.

GESLIN H., 1958. Aspects climatiques de la campagne agricole 1956-1957. *C. R. Acad. Agric.*, **44**, 132-139.

GESLIN H., JONARD P., 1948. Maturation du blé et climat. *Ann. Nutrit. Aliment.*, **2**, 361-371.

JONARD P., 1951. Monographie des blés tendres (*Triticum vulgare* Vill.) cultivés en France. Détermination et caractéristiques culturales. 67-71, I. N. R. A., Paris.

MOULE C., 1960. Maturation de l'amande et échaudage chez l'avoine cultivée. *Ann. Amélior. Plantes*, 5-51.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11**, (3), 337-348.

BASES GÉNÉTIQUES DE LA SÉLECTION CLONALE CHEZ LA VIGNE

M. RIVES

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont de la Maye (Gironde)

SOMMAIRE

L'amélioration de la vigne par voie de sélection clonale pose le problème de l'existence d'une variation génétique. En effet, le système de multiplication, par voie végétative, semble exclure celle-ci. Il révèle au contraire des aspects inhabituels de cette variation.

Après avoir donné quelques définitions de termes, nous envisageons successivement comme causes de variation l'origine polyclonale des variétés, la mutation spontanée, et la variabilité intraclonale du type chiméral qu'elle entraîne chez une plante dont les tissus sont formés de trois clones cellulaires au moins ; la sélection naturelle et la sélection humaine qui se sont exercées sur cette variation ont diversifié les cépages. La présence de viroses est une cause supplémentaire de variation transmissible.

Les exemples classiques de mise en évidence de cette variation sont rappelés et étayés par nos propres observations.

INTRODUCTION

Comme le fait observer STEBBINS (1950), la génétique classique s'est édifiée dans le domaine végétal à peu près uniquement sur des plantes annuelles et autogames. Ce sont en effet des objets d'étude maniables ; de plus beaucoup de plantes cultivées sont annuelles et autogames et il y a peut-être une liaison entre le fait, pour une espèce, d'être cultivée et celui d'être autogame.

S'attachant à ce qui est stable pour mieux étudier les variations, la génétique s'est intéressée énormément aux lignées pures et aux clones. Chez les unes et chez les autres elle a trouvé des outils pour séparer la variation phénotypique et la variation génotypique.

Concevant dans ses débuts toute mutation comme brusque et importante, donc évidente, elle a eu, de plus, de la difficulté à s'adapter à une image de la variation quantitative où les facteurs multiples sont la règle et où les concepts de gènes dominants et récessifs n'ont plus qu'une valeur toute relative.

Enfin la notion de clone a été étroitement liée à celle de multiplication végétative ou asexuée. Par une généralisation naturelle, on a pensé à l'inverse, que

chaque fois qu'il y avait multiplication végétative, il y avait clone, et ceci indéfiniment. Il en résulte une certaine difficulté de la part des généticiens « classiques » à comprendre l'évolution de la pensée de ceux d'entre eux auxquels les nécessités de l'amélioration génétique des plantes ont donné l'occasion de se pencher sur des espèces qui s'écartent par leur système de multiplication des objets d'étude classiques.

L'amélioration des plantes pérennes, vigne ou espèces fruitières, pour lesquelles la pratique utilise uniquement la voie végétative comme méthode de mutiplication, consacre une section importante de son activité à la sélection clonale.

Or, en dehors des cas de mutations importantes, qui sont bien connus, la généralisation dont nous avons parlé plus haut amène souvent nos collègues à nous demander sur quelles bases nous nous fondons pour justifier à priori une telle entreprise.

Nous essaierons donc de définir dans ce qui suit quelles sont les causes possibles de l'hétérogénéité des variétés chez la vigne et d'apporter quelques éléments de vérification expérimentale de certaines de ces hypothèses, et également de la présence effective de cette variabilité génétique.

DÉFINITIONS

Les variétés de vignes portent le nom de cépages ; elles répondent exactement à la définition des cultivars : un cépage, c'est en effet, en dernière analyse, l'ensemble des individus qui sont cultivés et utilisés technologiquement sous un nom collectif par les viticulteurs.

Chez *Vitis vinifera* les cépages ont la plupart du temps une origine fort ancienne et on n'a aucune indication précise sur leur apparition. De plus ils n'ont acquis de manière constante leur nom actuel que fort récemment ; les mentions de noms de cépages sont rares avant le XVII[e] siècle ; et même des mentions plus récentes sont difficilement associables avec les cépages que nous connaissons actuellement, car les descriptions qu'elles accompagnent sont trop vagues pour en permettre l'identification.

L'unité morphologique des cépages est un fait ; elle est liée à la possibilité, pour des observateurs entraînés d'attribuer une plante à une variété ; mais cette possibilité, est souvent limitée et l'identification est affectée d'une certaine erreur au sens statistique du terme.

En effet, la vigne est très sensible à l'action du milieu : sa variance phénotypique est très élevée ; et les critères d'identification échappent à une définition précise et plus encore à une quantification raisonnée.

La plante isolée, que nous appellerons *cep*, est actuellement composée, le plus souvent, d'un porte-greffe et d'un greffon, qui entre seul en ligne de compte au point de vue génétique, l'influence du porte-greffe étant de nature purement trophique.

Avant la crise phylloxérique, la vigne était cependant reproduite soit par provignage, c'est-à-dire par marcottage d'un rameau couché, soit par bouturage, exceptionnellement par greffage sur une autre variété de *Vitis vinifera*. Dans le premier cas, les vignes étaient permanentes, en ce sens qu'on remplaçait chaque année une certaine proportion des ceps par provignage, et ce indéfiniment.

Les tiges de la vigne qui ont poussé dans l'année portent le nom de *sarments* ; elles portent à l'aisselle des feuilles des formations complexes de bourgeons accolés

qui constituent les *yeux* ; l'un d'eux, le prompt bourgeon peut donner naissance l'année de sa formation à une tige latérale, ou *entrecœur* ; les autres entrent en dormance au début d'août (POUGET 1960) et ne peuvent se développer que l'année suivante : un seul se développe en général pour donner un nouveau sarment. C'est ce bourgeon qui sert d'unité de multiplication végétative sous forme de greffon.

La génétique définit un clone comme l'ensemble des descendants par voie végétative d'un seul zygote, chez les organismes diploïdes. Nous sommes cependant amenés à ne considérer comme clone que l'ensemble des ceps qui proviennent avec certitude par multiplication végétative d'un seul cep, c'est-à-dire, en définitive, d'un seul bourgeon (ce n'est strictement vrai, d'ailleurs, que quand la pratique de la greffe utilise un greffon à un œil, ce qui n'est pas toujours le cas). On s'assure de cette manière contre les risques d'erreurs sur les filiations, suivant les principes de la sélection généalogique des lignées pures.

ORIGINE DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ DES CÉPAGES

1° *Origine polyclonale*

La vigne spontanée existait jusqu'à la crise phylloxérique dans l'ensemble de l'Europe sous forme de populations isolées ; ces isolats tiraient leur origine d'une part de la fragmentation très poussée engendrée par les alternatives de glaciations et de retraits des glaces au cours du quaternaire, d'autre part de la discontinuité des aires favorables au développement de l'espèce, c'est-à-dire les sous-bois humides des vallées.

Les observations faites sur ces populations jusqu'à leur disparition récente ou sur les stations qui subsistent encore, ainsi que des données historiques et linguistiques (LEVADOUX 1954 et 1956) concordent pour indiquer qu'elles présentaient chacune une grande homogénéité morphologique ; les semis qui ont pu être effectués de pépins recueillis dans de telles stations confirment que cette homogénéité morphologique tire son origine d'une certaine homogénéité génétique, résultant de l'isolement.

On sait d'autre part que c'est à partir de matériel récolté dans la nature que les viticulteurs ont obtenu leurs premières plantations : il est donc naturel de penser qu'ils ont pu multiplier en mélange des populations de clones (au sens génétique strict) légèrement différents mais morphologiquement très semblables.

Pour certaines variétés récentes, en particulier de porte-greffes, on sait avec certitude (GALET 1956) que leurs obtenteurs ont commercialisé en mélange les descendants de plusieurs plants de semis : malgré les épurations qui ont pu être pratiquées depuis par sélection massale, il subsiste encore dans ces variétés une certaine proportion de différents clones originaux, sans compter les impuretés introduites accidentellement. C'est le cas du porte-greffe connu sous le nom de 3309 *Couderc*.

Enfin le semis a pu jouer un rôle non négligeable. En dehors de précieuses indications linguistiques (*Sémillon*, LEVADOUX 1956), la présence dans le vignoble très récent de Californie de variétés qui appartiennent indubitablement au *Vitis vinifera* mais qui n'ont aucun équivalent européen, comme le *Mission* et l'*Emperor*, laisse penser que les cultivateurs ont souvent pu s'adresser également à des populations subspontanées.

Or il est constant d'observer que les plants de semis issus d'un cépage présentent, à côté d'une variation certaine, un air de famille très homogène qui permet à un observateur expérimenté de reconnaître la filiation d'une descendance.

La confusion de plantes subspontanées avec les cépages dont elles provenaient semble donc être une source très vraisemblable de variabilité génétique chez la vigne.

2° *Mutations*

Les mutations importantes sont fréquentes chez la vigne. Les plus faciles à remarquer concernent la couleur des baies. Nous en avons observé personnellement sur au moins huit cépages et, dans certains cas, à plusieurs reprises de manière probablement indépendante.

D'autres mutations très visibles portent sur la forme des feuilles : nous avons observé une fois chez le *Merlot* la mutation à feuilles laciniées semblable à la variation multipliée à titre de curiosité depuis fort longtemps chez le *Chasselas* dit « *Cioutat* ».

Les variations tétraploïdes sont également assez courantes et ont fourni un certain nombre de variétés cultivées (RIVES et POUGET, 1959).

La multiplication de ces « sports » fournit des variétés qui sont suffisamment différenciées pour être séparées de leur variété d'origine et acquérir le statut de cépage en elles-mêmes. C'est par exemple le cas du *Merlot blanc*, très différent du *Merlot rouge*, dont il est issu vers la fin du XIXe siècle, non seulement par la couleur de ses baies mais par l'ensemble de ses caractères physiologiques de croissance, qui en font une variété beaucoup moins « vigoureuse ».

Mais la fréquence de ces mutations majeures laisse présager une fréquence beaucoup plus grande encore de mutations portant sur les gènes qui contrôlent l'expression des caractères mesurables ; en effet si l'on pense que l'origine des cépages actuellement observables remonte au moins à trois cents ans, le nombre de générations cellulaires qui se sont succédées laisse présager une accumulation considérable de mutations, même en ne leur attribuant qu'une fréquence très faible par cellule et par génération.

Or les expériences récentes sur la mutagénèse montrent qu'en dehors des mutations « visibles » peu fréquentes, on obtient avec régularité des mutations portant sur les gênes qui contrôlent l'expression des caractères mesurables que l'on peut déceler par une augmentation de la variance génétique dans les générations suivant le traitement mutagène (GRÉGORY 1955).

Quand il s'agit de tissus somatiques, en effet, le nombre considérable de mitoses qui interviennent au cours de l'ontogenèse permet de penser que, même avec des taux de mutation faibles, la fréquence des mutations par individu devient assez grande pour qu'elles soient d'observation commune, à tel point que c'est une des origines envisagées par REEVE et ROBERTSON (1953) pour expliquer la part « non génétique » de la variation du nombre de soies chez la Drosophile. Ces mutations qui ont un effet « non génétique » chez un organisme qui se reproduit uniquement par voie sexuée, prennent une signification héréditaire dès lors que c'est une partie des tissus somatiques qui sert à la multiplication.

On doit donc s'attendre à ce que toute variété multipliée par voie végétative accumule au cours des années des mutations somatiques à effet individuel réduit

qui y introduisent une hétérogénéité génétique, même s'il s'agit à l'origine d'un clone au sens strict.

3° *Variabilité intraclonale*

Au cours de nos observations sur les mutations de couleur des baies chez la vigne, nous avons été amené à étudier un cépage, le *Grolleau gris*, qui est issu par mutation du *Grolleau de Saint-Marc*, cépage de l'Anjou, à raisin noir. Le *Grolleau gris* est cultivé à l'état pur dans le petit vignoble du pays de Brem, en Vendée. On observe dans les plantations de *Grolleau gris* une proportion qui croît avec le temps de mutations réverses stables vers le *Grolleau noir*.

Dans une vigne âgée de 25 ans, nous n'avons trouvé pratiquement que des ceps hétérogènes pour la couleur des baies, ou entièrement noirs. Les réversions avaient commencé à apparaître vers la quinzième année. Le phénomène est général dans l'ensemble du vignoble. On observe également de très rares mutations à raisins blancs.

La taille utilisée dans la région, qui consiste à couper à ras la plupart des sarments de l'année, favorise la croissance, sur les parties âgées du cep, de bourgeons latents, issus des couches profondes de ses tissus.

Nous avons confronté cette observation avec les données de DERMEN et d'autres auteurs (EINSET et LAMB 1951, DERMEN 1947, 1951, SATINA et AVERY 1940) sur la nature hétérogène des tiges, formées de plusieurs couches de cellules d'origine différente à partir des initiales de l'apex. Cette disposition est particulièrement évidente chez les chimères de tissus diploïdes et tétraploïdes où il est possible d'identifier les lignées cellulaires au microscope.

Nous avons émis l'hypothèse que la mutation de couleur n'affectait qu'une couche de cellules, la plus externe, à laquelle appartiennent les cellules de la pellicule où sont localisées les anthocyanes. La variété mutée se trouve être une chimère péricline. Les bourgeons latents, dont la croissance est favorisée par la taille particulière employée ici, proviendraient assez fréquemment des seules couches profondes, restituant ainsi la variété d'origine.

Simultanément DOMMERGUES (1960) à la suite de ses observations sur les réversions de la mutation à épiderme coloré de la poire *Max Red Bartlett* vers le type original *Bartlett* après irradiation, expliquait la fréquence très élevée de ces réversions par la même hypothèse : l'apparition de bourgeons issus exclusivement des couches profondes non affectées par la mutation, serait due ici aux radiolésions des tissus les plus externes, suivies de la redifférenciation d'apex nouveaux à partir des seules couches profondes.

La vérification par irradiation de la similitude de nos matériels est actuellement entreprise par DOMMERGUES.

Sur la vigne, nous avons observé des réversions spontanées chez le *Merlot persillé*, chez le *Sauvignon rose*, chez le *Grenache gris*, sur le *Pinot gris* et le *Béquignol*. On en connaît d'autres, en particulier la réversion de l'*Aramon blanc* des collections de l'École de Montpellier à l'*Aramon rouge*, en passant par l'*Aramon gris*.

Les expériences de BERGANN et BERGANN (1959) sur le *Pelargonium* fournissent d'autres démonstrations de la possibilité de ces fausses mutations par formation de bourgeons à partir des différentes couches de tissus, qu'ils ont appelé « perforation » dans le cas où les couches profondes réapparaissent.

L'existence de chimères périclines ou méréclines est d'ailleurs inévitable dès lors que l'on admet la nature hétérogène des tissus d'une tige, différenciées en plusieurs couches emboitées les unes dans les autres : ces couches, qui proviennent d'initiales différentes dans l'apex, sont de véritables clones cellulaires qui vivent ensemble tout le long de l'histoire de la plante et de ses descendants par voie végétative. Il serait très improbable qu'une même mutation apparaisse simultanément dans toutes les couches, puisque la mutation est un événement qui survient au niveau d'une seule cellule. On doit donc admettre que tout végétal issu d'une variété multipliée par voie végétative depuis très longtemps, donc qui a accumulé des mutations dans ses tissus, est une chimère composée de plusieurs clones cellulaires imbriqués. Outre les mutations supplémentaires éventuelles, un clone ainsi rendu variable peut varier encore par simple remaniement de la disposition des couches cellulaires.

Comme le comportement physiologique intégré résultant d'une disposition particulière des couches peut être différent de celui d'une autre disposition et de la moyenne des comportements des différents végétaux composés de manière homogène du clone cellulaire d'une seule de ses couches, la nature chimérale des variétés à multiplication végétative constitue une source de variation génétique naturelle d'un type totalement différent des sources de variation génétique classiquement reconnues chez les organismes à multiplication sexuée (DOMMERGUES 1960).

4° *Différenciation par la sélection*

La pression de sélection qui s'exerce sur une variété cultivée résulte de l'action du cultivateur sur la réaction de la plante aux différents milieux où il la cultive. Elle ne peut avoir d'effet que si la variété présente une certaine variabilité. On peut s'attendre à ce que, dans une même population génétiquement variable, cultivée pendant longtemps dans des régions différentes, se différencient des types différents. Cette différenciation sera d'autant plus marquée que la sélection, consciente ou non, exercée par le cultivateur, sera plus efficace par ailleurs.

On connaît au moins deux cultivars, le *Pinot* et le *Chasselas* qui manifestent effectivement de telles réponses à la sélection.

Le premier, répandu sur une aire assez étendue mais continue, a bénéficié d'une sélection relativement efficace : dans la France du Nord-Est, la culture simultanée par provignage des souches mères et de leur descendance, qui permet dans une certaine mesure de juger les caractères héritables, a certainement été un facteur de sa différenciation en sous-cépages très individualisés : on peut voir côte à côte en Alsace le *Pinot gris*, cépage fin à petites grappes, et le *Pinot blanc* à très grosses grappes, plus grossier. Or des réversions du *Pinot gris* vers le blanc apparaissent assez fréquemment ; on s'aperçoit alors de l'indépendance entre la couleur des baies et la taille des grappes, qui confirme qu'une sélection du caractère quantitatif a pu avoir lieu, pour engendrer les deux types très distincts.

Le *Chasselas*, de son côté, s'est, répandu en Europe occidentale par diverses voies dans des milieux très différents : Valais, Fontainebleau, Alsace, Val de Loire, Languedoc, Vallée de la Garonne, où il a été cultivé longtemps de manière isolée : il présente une très nette différenciation en types que l'on peut actuellement trouver réunis, à la suite d'introductions récentes et d'origine assez bien connue, dans la vallée de la Garonne.

Ici, c'est surtout le milieu qui peut être invoqué pour la différenciation. Mais celle-ci n'a pu avoir lieu qu'en fonction d'une certaine variabilité génétique.

5° *Hétérogénéité sanitaire*

La vigne est atteinte de viroses diverses, encore assez mal connues. Elles sont groupées actuellement sous deux dénominations : le groupe de la dégénérescence infectieuse, et celui des enroulements.

Transmissibles par la greffe, perpétuées par la multiplication végétative, les viroses du groupe de la dégénérescence infectieuse, au moins, sont de plus diffusées par des vecteurs vivants dans le sol parmi lesquels des nématodes sont les seuls dont le rôle ait été démontré (HEWITT, RASKI, GOHEEN, 1958).

Bien que l'hétérogénéité sanitaire sorte de la stricte définition des bases génétiques, le fait que les viroses se comportent comme des facteurs transmissibles au même titre que des facteurs héréditaires dans le système de multiplication utilisé, et leur immense importance économique, font que l'on ne peut les passer sous silence quand on parle de la sélection clonale chez la vigne.

On peut estimer à 80 p. 100 en moyenne la fréquence des souches virosées ; certains cépages sont sans doute entièrement atteints.

Leur incidence sur la sélection se traduit simplement par la nécessité de détecter les clones malades pour les éliminer totalement. L'expérience a prouvé que chez ces viroses à évolution lente et dont les symptômes externes sont facilement masqués par l'influence d'un milieu favorable, le simple examen extérieur, même répété dans le temps, ne suffit pas à éliminer tous les clones atteints. On s'adresse donc à des critères d'indexage, dont l'un utilise le greffage, sur une tige du clone à éprouver, d'un greffon d'une variété index où le symptôme interne de l'apparition de cordons endocellulaires dans les vaisseaux du bois est particulièrement tranché et permet d'assurer le caractère infectieux de l'anomalie (VUITTENEZ 1954).

La transmission mécanique des virus à d'autres plantes hôtes (VUITTENEZ 1960) fournira peut-être un critère d'application plus rapide dans l'avenir.

Il faut souligner ici que la difficulté de diagnostiquer les viroses par l'aspect extérieur des plantes et le danger permanent de recontamination, rendent nécessaire l'adoption d'une méthode qui ne laisse rien au hasard au cours de toutes les opérations de multiplication du matériel : la sélection clonale apparaît ici non seulement comme possible, mais comme la seule méthode permettant l'isolement de matériel sain et son maintien dans cet état.

MISE EN ÉVIDENCE DE LA VARIATION

En dehors des variations « majeures » qu'on retrouve classiquement et dont les plus connues portent sur la couleur des baies et la forme des feuilles, ou des variations polyploïdes, la grande sensibilité au milieu de la vigne fait que les différences de clones à clones ne peuvent être perçues que si l'on dispose d'estimations indépendantes de la variabilité entre clones et de la variabilité à l'intérieur des clones.

C'est dire que seule l'observation de clones réunis en collection, si possible sous forme d'essai avec répétitions, peut permettre de mettre l'hétérogénéité génétique

des cépages en évidence, et que la sélection clonale ne peut trouver qu'en elle-même et dans son succès sa propre justification.

Deux expériences classiques ont été publiées sur la sélection clonale. Ce sont celle de BIOLETTI (1926) aux États-Unis et celle de SARTORIUS (1926, 1928) en Allemagne. Dans cette dernière, l'auteur s'est adressé à un clone de *Silvaner* et après l'avoir observé pendant plusieurs années en a multiplié des souches choisies pour leur comportement extrême. Il a constaté une corrélation nette entre les rendements des souches mères et des souches filles. BIOLETTI au contraire a obtenu par la même méthode un résultat absolument opposé en partant d'une population.

Sur l'expérience de BIOLETTI on peut dire avec LEVADOUX (1951) que les introductions de cépages de vinifera aux États-Unis ont été faites en règle générale avec un nombre très restreint de ceps au départ.

Le vignoble californien est ainsi composé de cépages très homogènes et la sélection clonale n'y donne, semble-t-il, pas de résultats (OLMO 1955).

Sur celle de SARTORIUS il est plus difficile de se prononcer. Mises à part des hypothèses invérifiables sur la nature réellement clonale de son matériel de départ, il n'est pas impossible que la présence de ceps virosés ait apporté une hétérogénéité sanitaire. Son expérience, loin de ruiner d'ailleurs les perspectives de la sélection clonale, ouvre au contraire un aperçu sur la variation intraclonale dont nous avons parlé.

Dans nos expériences, en particulier sur le *Chasselas*, on a observé des différences frappantes entre clones. Elles portent sur la morphologie des feuilles dont la découpure est plus ou moins intense, sur la couleur des sarments non aoûtés qui va du vert clair au rouge intense, dans le port des sarments et des feuilles qui est plus ou moins dressé. Mais elles affectent également des caractères économiquement beaucoup plus importants ; c'est ainsi que la date de débourrement peut varier d'un mois.

TABLEAU I

Analyse de la variance du caractère « fertilité » entre clones et dans les clones sur 3 collections

	Collection 1		Collection 2		Collection 3	
	Variance	Degré liberté	Variance	Degré liberté	Variance	Degré liberté
Entre clones	7115	111	5809	191	8163	14
Dans les clones	1995	405	1918	848	1457	102
F	3,56		3,020		5,602	
Signification	⩽ 0,1%		⩽ 0,1%		⩽ 0,1%	

Nous avons mesuré un caractère très important pour la production, qui est le nombre moyen de grappes par sarment, ou fertilité. On sait que les ébauches de grappes sont formées dès avant le mois d'août dans les bourgeons qui donneront les sarments de l'année suivante. HUGLIN (1958) a montré que la fertilité était une caractéristique variétale. Elle est également soumise à l'influence du milieu.

Dans une même collection, elle peut varier de 0,60 grappes par sarment à 3,00 grappes par sarment. Le tableau I donne les analyses de variance correspondant à la séparation de la variation génétique (entre clones) et de la variation non génétique (entre ceps à l'intérieur des clones) dans trois collections différentes en 1959. Dans tous les cas le critère F indique que la variation génétique est très significativement supérieure à la variation non génétique.

TABLEAU 2

Analyse de la variation due au milieu pour le caractère « fertilité » dans 2 collections de Chasselas

Les données du tableau sont des carrés moyens.

Les nombres de degrés de liberté sur lesquels ils sont basés sont indiqués entre parenthèses.

	Collection n° 1		Collection n° 2	
Entres clones	3868 (15)	2,23 > 0,1%	8672 (15)	3,463
Dans les clones	1729 (138)		2504 (157)	
Entre rangs dans les clones	1668 (18)	F < 1	3820 (19)	1,65
Reste	1738 (120)		2321 (138)	P > 5%

Le tableau 2 permet de préciser dans une certaine mesure, la part de variation non génétique qui est réellement due au milieu c'est-à-dire aux différences de sol : il s'agit de clones qui sont répétés, ce qui permet de séparer, dans la variation à l'inté-

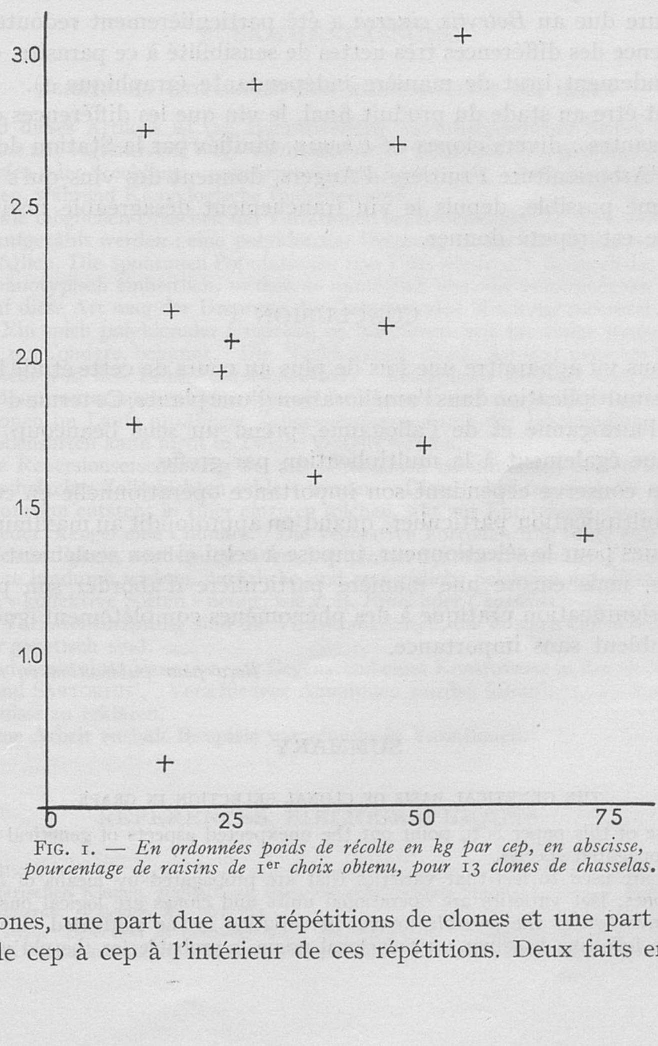


FIG. 1. — *En ordonnées poids de récolte en kg par cep, en abscisse, pourcentage de raisins de 1^er^ choix obtenu, pour 13 clones de chasselas.*

rieur des clones, une part due aux répétitions de clones et une part résultant des variations de cep à cep à l'intérieur de ces répétitions. Deux faits en ressortent :

ces deux parts de la variation à l'intérieur des clones ne semblent pas différentes ; la variation entre clones est très supérieure à la variation à l'intérieur des clones.

D'autre part la comparaison des résultats de deux années successives (tableau 3) montre que la fertilité, caractéristique variétale, est également une caractéristique clonale, qui se maintient d'une année à l'autre. La régression de la fertilité en 1959 sur celle de 1958 est en effet très hautement significative.

TABLEAU 3

Régression de la fertilité en 1959 sur la fertilité en 1958 pour 116 ceps de chasselas

	Sommes des carrés	Degrés de liberté	Carrés moyens	F
Variation totale 1959.....	193 072	115		
Régression	56 073	1	56 073	46,68
Erreur	146 999	114	1 281	

De même l'analyse de la récolte d'un certain nombre de clones en 1960, année où la pourriture due au *Botrytis cinerea* a été particulièrement redoutable, met en outre en évidence des différences très nettes de sensibilité à ce parasite, qui se superposent au rendement brut de manière indépendante (graphique 1).

C'est peut-être au stade du produit final, le vin que les différences clonales sont les plus saisissantes : divers clones de *Chenin*, vinifiés par la Station de Recherches Viticoles et d'Arboriculture Fruitière d'Angers, donnent des vins qui s'étendent sur toute la gamme possible, depuis le vin franchement désagréable jusqu'au vin fin que ce cépage est réputé donner.

CONCLUSION

Nous avons vu apparaître une fois de plus au cours de cette étude l'importance du système de multiplication dans l'amélioration d'une plante. Ce terme d'abord utilisé à propos de l'autogamie et de l'allogamie, prend un sens beaucoup plus général si on l'applique également à la multiplication par greffe.

La notion conserve cependant son importance opérationnelle en ce sens qu'un système de multiplication particulier, quand on approfondit au maximum ses conséquences logiques pour le sélectionneur, impose à celui-ci non seulement un ensemble de techniques, mais encore une manière particulière d'aborder son problème, en donnant une signification pratique à des phénomènes complètement ignorés ailleurs, ou qui y semblent sans importance.

Reçu pour publication en mars 1961

SUMMARY

THE GENETICAL BASIS OF CLONAL SELECTION IN GRAPE

The purpose of this paper is to point out the unexpected aspects of genetical variation in a vegetatively propagated species.

Geneticists are used to feel that varieties that are propagated by means of budding or by cuttings are clones. But varieties are operational units and clones are logical ones.

We have investigated the possible sources of variation in the cultivated vine that may be listed under the following headings : a polyclonal origin is probable for the old varieties which

were found in the wild. The spontaneous populations of *Vitis vinifera*, now destroyed by *Phylloxera*, were phenotypically homogeneous to the point that distinction between different clones would have been impossible : in such a way cultivars may have evolved through the mixture of several true « clones ». Such a polyclonal origin is known with certainty for some recent varieties like the rootstock *3309 Couderc*. Seedlings of some varieties are often phenotypically indistinguishable from their parent.

Mutation is the other source of variation. Major mutations are very often observed, and the accumulation of minor (polygenic) ones must be assumed to have taken place during the inumerable cellular generations that have succeded in the secular history of the old grape varieties.

The occurence of frequent reversions in varieties originated by mutation can be only interpreted in accepting the hypothesis of multiple « layers » of cells. Those layers are the true clones and every mutation occurs in only one of them at a time, giving rise to a chimaera. In such a perspective, every shoot must be a chimaera. The vegetative system of breeding does not lead to an indefinite fixation, but to a complex pattern of chimaeral variation.

Natural and human selection have been at work for centuries upon this variation and have given rise to what may be termed « collective varieties » like *Pinot* and *Chasselas*.

A last source of variation which, in such a breeding system, is hereditary if not genetical, is the occurence of virus diseases.

The occurence of a variation has been contested in the classical works of BIOLETTI and SARTORIUS. Hypothesis are put forth to explain their divergent results. Exemples of variation found in the course of our own work are given.

ZUSAMMENFASSUNG

GENETISCHE UNTERLAGEN DER KLONENAUSLESE BEI REBEN

Gegenstand dieses Artikels ist die Herausstellung unvorhergesehener Seiten der genetischen Variation für eine auf vegetativem Wege vermehrte Art. Genetiker sind gewohnt zu glauben, dass die durch Pfropfen oder Stecklinge vermehrten Sorten Klone sind. Jedoch sind die Sorten operationelle Einheiten, während Klone logische Einheiten sind.

Wir haben die möglichen Ursachen der Variationen bei Reben erforscht. Sie können unter folgenden Rubriken aufgezählt werden : eine polyklonaler Ursprung ist für die in der Natur gefundenen alten Sorten möglich. Die spontanen Populationen von *Vitis vinifera*, z. Z. durch die Reblaus vernichtet, waren phänotypisch einheitlich, so dass es unmöglich war, die verschiedenen Klonen zu unterscheiden : auf diese Art mag der Ursprung der Cultivars eine Mischung mehrerer echten Klonen gewesen sein. Ein solch polyklonaler Ursprung ist mit Gewissheit für einige jüngeren Sorten, wie die Unterlage 3 309 Couderc, bekannt. Die Nachkommen durch Aussaat mancher Sorten sind oft phänotypisch nicht von den Eltern unterscheidbar. Mutationen sind der andere Ursprung der Variationen. Hauptmutationen werden sehr oft beobachtet, und die Anhäufung kleiner (polygenischer) Mutationen im Laufe unzähliger Zellgenerationen durch die Jahrhunderte dauernde Geschichte alter Rebensorten kann nicht in Zweifel gestellt werden.

Die häufige Reversionserscheinung bei aus Mutationen entstandenen Sorten kann nur durch die Annahme mehrfacher Zellschichten erklart werden. Diese Schichten sind die wirklichen Klonen und jede Mutation entsteht in einer einzigen solchen, was zur Entstehung einer Chimäre führt. So gesehen ist jeder Stengel eine Chimäre. Die vegetative Fortpflanzung führt also nicht zu einer unbegrenzten Beständigkeit, sondern zu einem komplexen System chimäraler Variationen.

Jahrhunderte hindurch wirkten natürliche und menschliche Selektion auf diese Variation und gaben, was man « kollektive Sorten » nennt, wie z. B. *Pinot* oder *Chasselas*.

Ein letzter Variationsursprung sind die Viruskrankheiten, die in solch einem Vermehrungssystem erblich oder genetisch sind.

Das Vorhandensein einer Variation war Gegenstand einer Kontroverse in den praktischen Arbeiten BIOLETTIS und SARTORIUS'. Verschiedene Annahmen wurden formuliert, um ihre auseinandergehenden Ergebnisse zu erklären.

Unsere eigene Arbeit enthält Beispiele vorgefundener Variationen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BERGANN F. et BERGANN L., 1959. Uber experimentell ausgelöste vegetative Spaltungen und Umlagerungen an chimärischen Klonen, zugleich als Beispiele erfolgreicher Standenauslese. I. *Pelargonium zonale* Ait. *Madame Salleron*. *Züchter*, **2**., 361-374.

BIOLETTI F. T., 1926. Selection of planting stock for vineyards. *Hilgardia*, **2**, 1-23.

BREIDER H., 1955. Klonenzüchtung auf neuen Wege. *Mitt. Klosterneuburg*, A**5**,, 207-212.

DERMEN H., 1947. Histogenesis of bud sports and variegations. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **50**, 51-73.
DERMEN H., 1951. Ontogeny of tissues in stem and leaf of cytochimeral apples. *Amer. J. Bot.*, **38**, 753-760.
DOMMERGUES P., 1960. Action des rayons gamma sur les bourgeons de la variété de poirier *Max Red Bartlett. Symposium sur les effets des rayonnements ionisants sur les semences et leur emploi dans l'amélioration des cultures,* Kalsruhe.
EINSET J. and LAMB B., 1951. Chimeral sports of grapes. *J. Hered.*, **42**, 159-162.
GREGORY W. C., 1955. X-ray breeding of peanuts (*Arachis hypogea* L.). *Agron. J.*, **47**, 396-399.
HEWITT W. B., RASKI D. J. and GOHEEN A. C., 1958. Nematode vector of soil borne fanleaf virus of grapevines. *Phytopathology*, **48**, 586-594.
LEVADOUX L., 1951. La sélection et l'hybridation chez la vigne. *Ann. Ec. Nat. Agric. Montpellier*, **28**, 192 pp.
LEVADOUX L., 1954. La connaissance des cépages. Cahiers viti-vinicoles de la Revue *Chambres d'Agriculture.*
LEVADOUX L., 1956. Les populations sauvages et cultivées de *Vitis vinifera* L. *Ann. Amélicr. Plantes*, 59-117.
OLMO H. P., 1955. Methods used in grape variety development and improvement. *Amer. J. Enol.*, **6**, 20-22.
POOLE C. F., 1959. Improvement in yield of sweet potato clones. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **73**, 445-452.
POUGET R., 1960. Détermination des phases de la dormance de bourgeons latents de vigne (*Vitis vinifera* L.) au cours du cycle végétatif. *C. R. Acad. Sci.*, **251**, 1412-1414.
RIVES M. et POUGET R., 1959. Le Chasselas Gros Coulard. Mutant tétraploïde. *Vitis*, **2**, 1-7.
SARTORIUS O., 1926. Zur Rebenselektion unter besonderer Berücksichtigung der Methodik und der Ziele auf Grund von 6-14 jährigen Beobachtungen an einem Klon. *Z. für Pflanzenz.*, **11**, 31-74.
SARTORIUS O., 1928. Uber die wissenschaftlichen Grundlagen der Rebenselektion in reinen Bestanden. *Z. für Pflanzenz.*, **13**, 79-86.
SATINA S. and AVERY A. G., 1940. Demonstration on the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. *Amer. J. Bot.*, **27**, 895-905.
STEBBINS G. L., 1950. *Variation and evolution in plants.* Columbia Univ. Press, N. Y.
VUITTENEZ A., 1954. Observations sur le diagnostic anatomique de la dégénérescence infectieuse de la vigne. *C. R. Acad. Agric.*, **40**, 146-151.
VUITTENEZ A., 1960. Mise en évidence chez les vignes atteintes de dégénérescence infectieuse d'un virus transmissible mécaniquement aux chénopodes. *C. R. Acad. Sci.*, **251**, 783-785.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (3), 349-356.

ACTION DES RAYONS GAMMA SUR LES BOURGEONS DE LA VARIÉTÉ DE POIRIER MAX RED BARTLETT [1]

P. DOMMERGUES

Avec la collaboration technique de R. BODERGAT

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de recherches agronomiques, Versailles

SOMMAIRE

Les yeux irradiés de la variété *Max Red Bartlett,* ont donné naissance à des rameaux porteurs de nombreuses anomalies comme des arcures à 90 degrés, et à de multiples chimères intéressant la couleur du jeune épiderme des bois et des feuilles. De ces faits, est née l'hypothèse que la variété *Max Red Bartlett* était une chimère péricline dont la nature pouvait être révélée par les rayons gamma du Cobalt 60.

Les mutations spontanées jouant un rôle important dans l'obtention de nouvelles variétés d'arbres fruitiers, il nous a semblé intéressant, à l'instar de nombreux chercheurs, d'étudier l'apparition des mutations somatiques provoquées par les rayons Gamma du cobalt 60.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Parmi les variétés de poiriers, notre choix s'est fixé sur un mutant anthocyané de *Bartlett* qui porte le nom de *Max Red Bartlett.* Cette variété est caractérisée par la pigmentation rouge-foncé de ses fruits, de son jeune bois et de ses jeunes feuilles. Son comportement génétique a été étudié par F. C. REIMER (1951). Croisée avec *Comice,* la variété *Max Red Bartlett* donnerait environ 56 p. 100 et 54 p. 100 de plantules rouges quand elle est utilisée respectivement comme mère et comme père. Dans les mêmes conditions, *Bartlett* donne 100 p. 100 de plantules vertes. On peut donc admettre que *Max Red Bartlett* est hérétozygote quant au caractère rouge. Nous sommes ainsi dans des conditions favorables pour tenter d'obtenir quelques mutations somatiques de retour. Celles-ci, aisément repérables par leurs lignées cellulaires privées d'annthocyane, devaient permettre de préciser le niveau d'apparition des mutations, et de suivre leur devenir au cours de l'organogénèse. Cet espoir paraissait fondé puisque très exceptionnellement (à raison de 1 scion pour 10^4 ou 10^5 environ) l'on rencontrait des tissus verts dans les pépinières.

Le traitement aux rayons Gamma a été réalisé deux années de suite (1958 et 1959) à la fin de l'hiver, sur des rameaux d'un an restés à l'état de repos. Puis, au début du printemps, ces greffons ont été entés en couronne sur des francs. En 1958, les greffons avaient 5 yeux ; seuls les 3 supérieurs furent irradiés. Les doses variaient de 2 000 à 8 000 r suivant les greffons. On a constaté que la dose

[1] Texte présenté au Symposium sur les effets des rayonnements ionisants sur les semences et leur emploi dans l'amélioration des plantes. Karlsruhe — Août 1960. Ce congrès était organisé par l'Agence Internationale de l'Énergie Atomique et l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.

de 6 000 r était la plus favorable car, sans être mortelle, elle ralentissait très nettement la croissance des bourgeons. Aussi fut-elle généralisée à tous les greffons en 1959. Ceux-ci n'avaient d'ailleurs que 3 yeux qui reçurent tous la même dose. Quelle que fut la technique utilisée, la reprise de greffe a été excellente dans les 2 cas (98 p. 100).

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Dès la première année d'irradiation, les résultats ont dépassé toutes les espérances. En 1960, des tissus dépourvus d'anthocyane étaient apparus sur 33 p. 100 des yeux bien développés dans la première expérience, et sur 18,6 p. 100 dans la seconde (tableau 1). Examinons en détail les rameaux issus de ces yeux au double point de vue morphologique et génétique. Mais avant de poursuivre, il est essentiel de préciser que notre unité de référence est, par convention, l'œil irradié et bien développé ; ceci veut dire :

1° que l'on ne tient compte que des yeux qui ont poussé de plus de 15 cm,

2° que tout ce qui est observé sur les rameaux, issus d'un œil irradié, est récapitulé sur la base de cet œil de départ.

Parmi les perturbations morphologiques dues au rayonnement, nous passerons rapidement sur les aberrations classiques, ou de faible importance. Il s'agit pour les feuilles, de déformations et fasciations du limbe et des pétioles, pour les bourgeons, d'yeux opposés ou verticillés et pour les tiges, de bifurcations. Ces dernières prennent naissance au milieu d'un mérithalle, donc entre deux yeux consécutifs ; elles font généralement suite à une fasciation plus ou moins marquée des rameaux. Nous insisterons davantage sur un autre type d'anomalie qui semble révéler une altération profonde de l'apex. Brusquement, en effet, le très jeune rameau issu d'un œil irradié se coude dessinant un angle d'environ 90° (figure 1). Dans cette nouvelle direction, l'apex arrête sa croissance ou la poursuit au maximum sur 10 à 15 cm. Sur l'arcure ainsi formée, les tissus se plissent et se boursouflent, puis, l'on voit se différencier un grand nombre d'yeux disposés anarchiquement. Certains d'entre eux, se développent au lieu et place de la tige principale, à telles enseignes que les vestiges de cette dernière peuvent se confondre, suivant leur importance, avec des yeux axillaires ou des anticipées de la tige néoformée.

L'année de l'irradiation, le taux de ces anomalies est très élevé. En tenant compte uniquement des bifurcations et des arcures nous atteignons, en 1958, 42 p. 100 des yeux bien développés pour la 1ère expérience et, en 1959, 52 p. 100 pour la seconde expérience. Mais ce pourcentage tombe brusquement les années suivantes car les yeux qui se développent avec 1 ou 2 ans de retard poussent presque tous sans anomalies morphologiques (tableau 1).

Les différents types de perturbations morphologiques décrits ci-dessus apparaissent, en général, à des niveaux singuliers. Sur une pousse, issue d'un œil irradié, utilisons comme échelle de référence le nombre d'yeux formés au-dessus de la rosette. Nous constatons. :

1° que les arcures se concentrent en moyenne vers le 1er, 2ème et 3ème œil pour disparaître au-dessus du 6ème œil,

2° que les bifurcations et les yeux opposés, bien que beaucoup plus dispersés sur les tiges, se situent, en général, entre le 4 ème et le 8 ème œil pour les bifurcations, et entre le 5ème et le 13ème œil pour les yeux opposés.

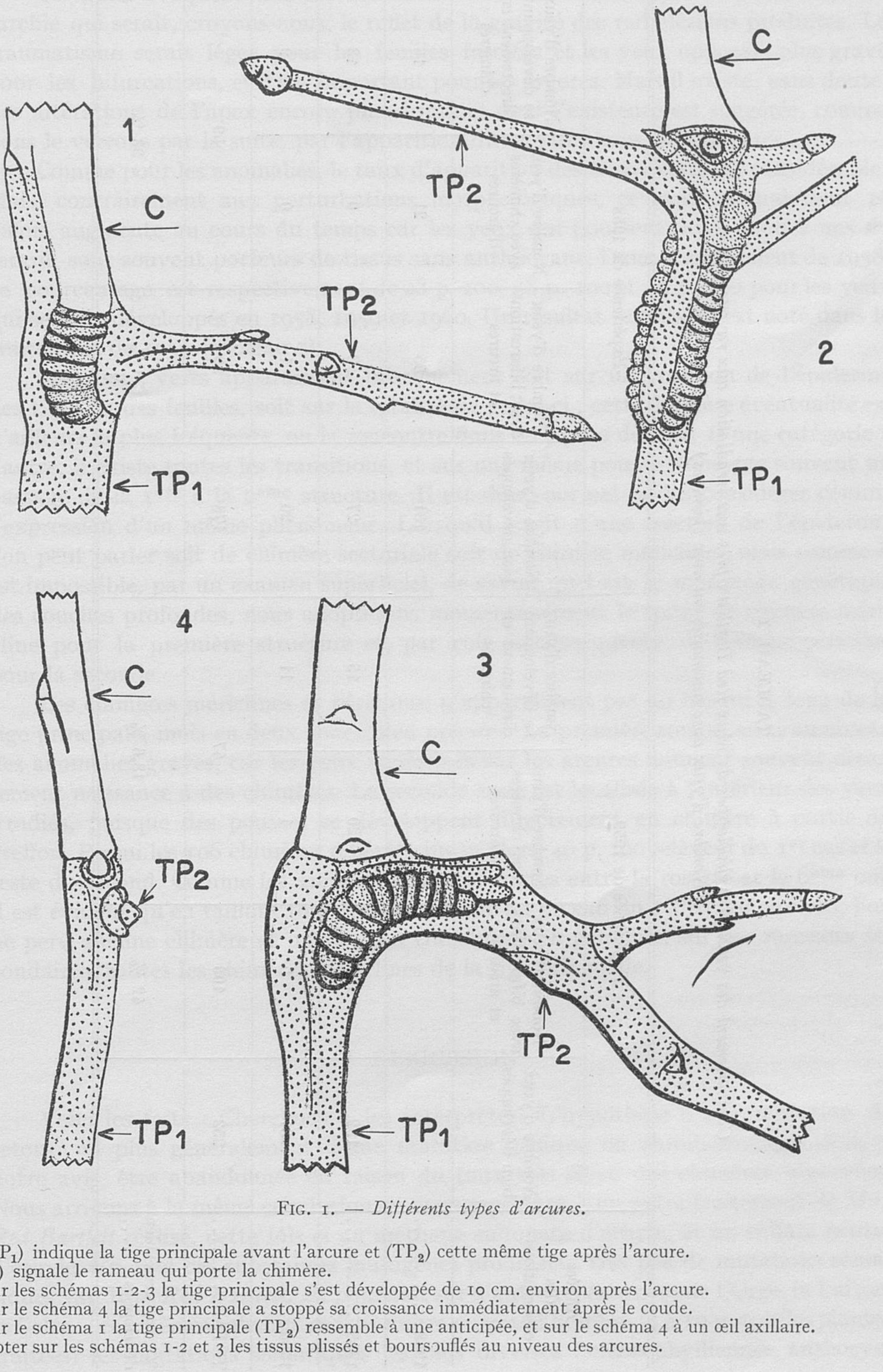


FIG. 1. — *Différents types d'arcures.*

(TP_1) indique la tige principale avant l'arcure et (TP_2) cette même tige après l'arcure.
(C) signale le rameau qui porte la chimère.
Sur les schémas 1-2-3 la tige principale s'est développée de 10 cm. environ après l'arcure.
Sur le schéma 4 la tige principale a stoppé sa croissance immédiatement après le coude.
Sur le schéma 1 la tige principale (TP_2) ressemble à une anticipée, et sur le schéma 4 à un œil axillaire.
Noter sur les schémas 1-2 et 3 les tissus plissés et boursouflés au niveau des arcures.

TABLEAU I

Comportement des yeux bien développés de Max Red Bartlett après une irradiation aux rayons Gamma
(Nombre d'yeux avec anomalies ou avec chimères)

Années des observations	Expérience de 1959				Expérience de 1958			
	Nombre d'yeux bien développés	Nombre d'yeux avec bifurcations et arcures	Nombre d'yeux avec chimères d'arcures	Nombre d'yeux se développant directement en chimères	Nombre d'yeux bien développés	Nombre d'yeux avec bifurcations et arcures	Nombre d'yeux avec chimères d'arcures	Nombre d'yeux se développant directement en chimères
1958					131	55	21	16
1959	192	101	20	15	27	3	0	13
1960	61	5	1	11	20	1	0	9
TOTAL	253	106	47		178	59	59	
% des yeux bien développés.......		42 %	18,6 %			33 %	33 %	

Ces faits évoquent une hiérarchie entre les différents types d'anomalies, hiérarchie qui serait, croyons-nous, le reflet de la gravité des radiolésions produites. Le traumatisme serait léger pour les feuilles fasciées et les yeux opposés ; plus grave pour les bifurcations, et très important pour les arcures. Mais il existe, sans doute, des altérations de l'apex encore plus brutales dont l'existence est suggérée, comme nous le verrons par la suite, par l'apparition directe de tissus dépigmentés.

Comme pour les anomalies, le taux d'apparition des tissus verts est considérable. Mais, contrairement aux perturbations morphologiques, ce taux se maintient et même augmente au cours du temps car les yeux qui poussent, avec 1 ou 2 ans de retard, sont souvent porteurs de tissus sans anthocyane. Dans le traitement de 1958, ce pourcentage est respectivement de 28 p. 100, 48 p. 100 et 45 p. 100 pour les yeux qui se sont développés en 1958, 1959 et 1960. Un résultat semblable est noté dans le traitement de 1959 (tableau 1).

Les tissus verts apparaissent brusquement soit sur une portion de l'épiderme des tiges ou des feuilles, soit sur la totalité de celles-ci ; cette dernière éventualité est d'ailleurs la plus fréquente, on la rencontre dans 60 p. 100 des cas. D'une catégorie à l'autre, il existe toutes les transitions, et sur une même pousse s'observe souvent un passage de la 1^{ere} à la 2eme structure. Il est donc normal de les considérer comme l'expression d'un même phénomène. Lorsqu'il s'agit d'une fraction de l'épiderme, l'on peut parler soit de chimère sectoriale soit de chimère mériclinе ; mais comme il est impossible, par un examen superficiel, de savoir quel est le marquage génétique des couches profondes, nous adopterons momentanément le terme de chimère méricline pour la première structure et, par voie de conséquence, de chimère périclinе pour la seconde.

Les chimères méricliness et périclines n'apparaissent pas au hasard le long de la tige principale, mais en deux zones bien précises. La première zone se situe au niveau des anomalies graves, car les yeux néoformés sur les arcures donnent souvent directement naissance à des chimères. La seconde zone est localisée à l'intérieur des yeux irradiés, puisque des pousses se développent directement en chimère à partir du greffon. Parmi les 106 chimères repérées jusqu'alors, 40 p. 100 relèvent du 1er cas et le reste du second. Comme les arcures se situent toutes entre la rosette et le 6eme œil, il est évident qu'en taillant tout rameau irradié au niveau du 10eme œil environ, l'on ne perd aucune chimère et même, l'on transforme en périclinе, sur des rameaux secondaires, toutes les chimères méricliness de la tige principale.

DISCUSSION

Voici les faits : Cherchons à les interpréter. L'hypothèse d'une mutation de retour, ou plus généralement d'une mutation génique ou chromosomique doit, à notre avis, être abandonnée en raison du taux très élevé des chimères observées. Nous arrivons à la même conclusion en nous reportant à un autre traitement de *Max Red Bartlett* réalisé, cette fois-ci au méthane sulfonate d'éthyle, et au sulfate neutre d'éthyle. En effet ces substances mutagènes produisent très peu de mutations somatiques sur *Max Red Bartlett*. Et pourtant sur d'autre espèces comme l'Orge, la Laitue, le Colza... ces mêmes substances font naître en grand nombre (5 à 10 p. 100 des plantes traitées) les mutations somatiques les plus diverses : chlorophylliennes, anthocya-

niques, morphologiques. Il serait donc anormal de prétendre que les rayons Gamma qui n'induisent pratiquement pas de mutations somatiques sur les espèces précitées, fassent apparaître, sur *Max Red Bartlett*, un nombre considérable de mutations qui, de surcroît, sont toutes de même type : à savoir la perte de l'anthocyane.

Pour rester dans un cadre classique, nous proposons l'explication suivante : *Max Red Bartlett*, malgré sa stabilité clonale, et son comportement gamétique, serait une chimère pericline qui garderait, dans ses couches profondes, des lignées cellulaires de *Barlett*. Au niveau de l'apex, des radiolésions en tuant les couches superficielles, porteuses du gène d'anthocyane, dénuderaient les couches profondes. Ces dernières en se divisant remplaceraient les cellules détruites et créeraient ainsi un nouvel apex anatomiquement viable, mais dont les cellules superficielles seraient génétiquement hétérogènes. Au cours de son fonctionnement, cet apex reconstitué pourrait donner naissance à des organes en chimère dont l'origine serait due à l'hétérogénéité des lignées cellulaires utilisées au moment de leur induction. Dans cette hypothèse, les chimères, dites précédemment mériclines, seraient, en réalité, sectoriales, et les chimères périclines correspondraient à des rameaux génétiquement homogènes. Cette interprétation qui rappelle les travaux de SAGAWA et MEHLQUIST (1957) sur l'irradiation d'une chimère d'œillet, nous semble d'autant plus valable qu'en utilisant la technique de DERMEN (1950 et 1951) pour faire sortir des yeux profonds sur des rameaux de pommier, nous avons obtenu, avec *Max Red Bartlett*, une tige complètement verte de feuilles et de bois, qui ressemble en tous points à nos chimères dites « périclines ».

Cette théorie permettrait également d'attribuer au même mécanisme le fait que les chimères ont deux zones particulières d'apparition. Quand les tissus verts se développent au niveau des anomalies, l'on peut supposer que les radiolésions de l'apex ne sont que terminales car elles n'ont pas arrêté la croissance des tissus sous-jacents ; l'arcure, qui n'est que le reflet de ces radiolésions, est alors portée à l'extérieur du bourgeon, entre la rosette et le 6ème œil. Mais quand la radiolésion est plus grave, que l'anneau initial et les ébauches de feuilles sont traumatisées ou simplement bloquées dans leur croissance, la portion de tige, normalement comprise entre le greffon et l'arcure incluse, ne se développe pas ; quant à la pousse qui sort directement sous forme de chimère, on peut supposer qu'elle n'a pas pour origine l'apex primitif, mais un œil néoformé, comme dans le cas des chimères d'arcure.

Dans un même ordre d'idées, il est naturel de ne trouver des anomalies que sur les yeux développés l'année même du greffage ; car ces yeux-là sont relativement peu traumatisés et peuvent croître immédiatement. Au contraire, les yeux qui poussent avec une ou deux années de retard sont, vraisemblablement, porteurs de radiolésions graves, ce qui explique le taux élevé de chimères parmi eux.

Les résultats obtenus sur *Max Red Barlett* nous les avons retrouvés sur d'autres chimères périclines. C'est le cas de *Striped William's*, de *Citron des Carmes jaspé*, d'*Alexandrine Douillard panachée*, et de *Président Drouard panaché*. Pour ces variétés nous avons fait sortir les tissus internes ; ils sont albina pour les 3 premières et xantha pour la dernière.

L'irradiation de *Striped William's* a mis en évidence un phénomène nouveau. C'est l'isolement, non seulement des tissus albina, mais aussi des tissus verts qui sont, semble-t-il, très superficiels dans la variété de départ. Pour expliquer ce résultat nous admettons que la radiolésion au lieu de s'être localisée en surface, s'est déve-

loppée en profondeur et que l'apex s'est reconstitué uniquement avec des tissus superficiels. Mais si la radiolésion ne détruit que les couches moyennes de l'apex, il est possible de comprendre le cas singulier qui suit. En effet, pour la variété *Max Red Bartlett,* nous pensons être arrivé à modifier la répartition des couches génétiquement différentes à l'intérieur du végétal, puisque nous possédons quelques chimères où l'anthocyane se localise uniquement sur les bords du limbe. Si l'on se reporte aux interprétations données aux « variegations » chez les feuilles, il est logique de penser à un déplacement vers l'épiderme des tissus internes du type *Bartlett.* Cette hypothèse nous pouvons la vérifier par l'analyse gamétique de la nouvelle chimère, ou par l'étude du comportement de cette chimère après irradiation de celle-ci aux rayons Gamma. Il est, en effet, permis de penser que plus la couche interne d'une chimère sera importante, plus il sera aisé de la faire sortir avec les rayons. Ces résultats sont d'ailleurs à rapprocher de ceux de Charlotte PRATT (1960) qui vient de signaler que par irradiation d'une chimère tétraploïde de pommier du type 2.2.2.4. elie est arrivée à obtenir les formules suivantes : 2.2.2.2.-2.4.4.4.-2.2.2.4. Ces résultats sur pommier étaient prévus, dès 1959, quand H. HESLOT (1959), en relatant nos travaux, nous faisait dire : « L'application des rayons Gamma à des chimères polyploïdes expérimentales du type 2.2.4. ou 2.4.4, comme celles de DERMEN, doit permettre de faire sortir aisément des rameaux polyploïdes correspondant aux couches profondes ». Mais il est possible d'extrapoler. En effet, une mutation somatique naturelle, repérée sur une plante à multiplication végétative, n'a pas toujours pris naissance dans le bourgeon qui l'a extériorisée ; aussi supposons-nous que certaines vieilles variétés peuvent être porteuses, dans leurs couches profondes, de tissus mutés que des aberrations spontanées dans l'organogenèse révèlent aux sélectionneurs. Pour accélérer ce processus (à savoir l'extériorisation des mutations préexistantes dans les couches profondes), nous pensons qu'il serait rentable de soumettre à l'irradiation nos variétés les plus anciennes, car il est vraisemblable de penser que ce sont les clones les plus vieux qui ont accumulé le plus grand nombre de mutants dans leurs tissus internes.

Reçu pour publication en mars 1961

SUMMARY

ACTION OF GAMMA-RAYS ON THE BUDS OF THE PEAR VARIETY MAX RED BARTLETT

Dormant scions of the variety *Max Red Bartlett* were irradiated by the gamma rays of a Co 60 source, with a dose-rate of 6000 r. Among the irradiated buds, about 40 % have given rise to bifurcated or 90°-arched branches. In this last case, growth has started again on newformed buds, situated at the bent of branches.

As *Max Red Bartlett* is an heterozygous variety as to the red color of its epidermis (wood, leaves, fruit), it was reasonable to expect a few mutations concerning color. But the treatment has produced important sectors of tissues with green epidermis on about 30 % of the branches issued from the irradiated buds.

This very high percentage, as well as a narrow relation between the presence of bending and the apparition of unpigmented tissues, are incompatible with the classical notion of radio-induced mutations.

From these facts, we have supposed that *Max Red Bartlett* was a periclinal chimera and that gamma-rays possibly revealed the nature of the deep layers of this chimera.

This property added to the mutagenic action of gamma-rays, could allow the apparition of all the spontaneous mutations remained latent in the vegetatively propagated plants.

ZUSAMMENFASSUNG

WIRKUNG DER GAMMA-STRAHLEN AUF DIE KNOSPEN DER BIRNENSORTE MAX RED BARTLETT

Edelreisser im Ruhezustant der Sorte *Max Red Bartlett* wurden mit einer Dosis von 6 000 *r* Gamma-Strahlen des Co 60 bestrahlt. Ungef. 40 % der bestrahlten Augen ergaben verzweigte oder auf 90 Grad gebogene Zweige. Im letzteren Falle war das Wachstum auf neugebildete Augen verteilt, die sich auf der Biegung der Zweige befanden.

Da *Max Red Bartlett*, was die rote Farbe (Holz, Blatt und Frucht) betrifft, eine heterozygote Sorte ist, so war es logisch, einige Farbenmutationen zu erwarten. Das Verfahren hat jedoch wichtige Abschnitte grünen Gewebes auf ugf. 30 % der aus bestrahlten Augen hervorgegangenen Zweige hervorgebracht.

Dieser hohe Prozentsatz, sowie eine enge Verbindung zwischen Biegungen und Hervorkommen pigment, losen Gewebes sind unvereinbar mit dem klassischen Begriff der radio-induktiven Mutationen.

Daher entstand die Annahme, *Max Red Bartlett* sei eine periklinale Chimäre, und die Gamma-Strahlen würden es erlauben, das Wesen der tiefen Schichten dieser Chimäre aufzudecken.

Diese Eigenschaft, die zu der Mutagenen Wirkung der Gamma-Strahlen hinzutritt, sollte es erlauben, alle latent gebliebenen spontanen Mutationen bei Pflanzen mit vegetativer Vermehrung herauszustellen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BISHOP C. J., 1955. The production of bud sports in apples through the use of artificial radiation. *14th Intern. Hort. Congr.*, **1**, 740-745.

DERMEN H., 1950. Pattern reversal in variegated plants. *J. Hered.*, **41**, 325-328.

DERMEN H., 1951. Tetraploid and diploid adventitious shoots from a giant sport of *Mc Intosh* apple. *J. Hered.*, **42**, 145-149.

GRANHALL I., 1953. X ray mutations in apples and pears. *Hereditas*, **39**, 149-155.

GRANHALL I., 1954. Spontaneous and induced bud mutations in fruit trees. *Acta. Agric. Scand.*, **4**, 594-600.

GRÖBER K., 1959. Mutationsversuche an Kulturpflanzen : XI. Die Erzeugung von somatischen Mutationen mittels Röntgenstrahlen beim Obst. *Kulturpflanze*, **7**, 37-54.

HESLOT H., 1959. Induction de mutations chez les plantes cultivées. Recherches effectuées par quelques agronomes français. *Genet. Agrar.* (sous presse).

LANCE A., 1957. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur les variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Ann. Sci. Nat. Sér. Bot.*, **18**, 91-421.

PRATT C., 1960. Changes in structure of a periclinal chromosomal chimera of apple following X-irradiation. *Nature*, **186**, 255-256.

REIMER F. C., 1951. A genetic bud mutation in the pear. *J. Hered.*, **42**, 93-94.

SAGAWA Y. and MEHLQUIST G. Al., 1957. The mechanism responsible for some X-ray induced changes in flower color of the carnation *Dianthus caryophyllus*. *Amer. J. Bot.*, **44**, 397-403.

ZWINTZSCHER M., 1955. Die Auslösung von Mutationen als Methode der Obstzüchtung I. Die Isolierung von Mutanten in Anlehnung an primäre Veränderungen. *Züchter*, **25**, 290-302.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (3), 357-368.

ÉTUDE SUR LA TECHNIQUE D'UTILISATION DU TEST « FLUORESCENCE » DE GENTNER CHEZ LES RAY-GRASS

M. GILLET

avec la collaboration technique de MM. HENTGEN et GOUNY

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches Agronomiques, Versailles

SOMMAIRE

Des recherches destinées à expliquer l'importante variabilité des résultats obtenus avec le test « fluorescence » de GENTNER sur plantules de Ray-grass, ont abouti à la conclusion qu'il est recommandable de pratiquer ce test à l'obscurité en utilisant du papier filtre de très bonne qualité, par exemple du papier WHATMAN pour chromatographie. Faute de quoi, le corps fluorescent excrété par les racines est détruit, surtout à la lumière, probablement par une substance irrégulièrement répartie dans le papier : un nombre variable et important de traces fluorescentes échappe à l'observation.

I. — INTRODUCTION

Le 21 octobre 1957, un arrêté instituait des sections « Graminées fourragères » au catalogue des variétés de plantes cultivées en France.

Les articles 2 et 3 stipulent que l'inscription d'une variété de graminés fourragère nécessite que les essais officiels montrent qu'elle peut être distinguée des variétés déjà inscrites.

Or, les graminées fourragères sont des plantes allogames. Il n'est possible de commercialiser que des « variétés-populations ». Il est donc nécessaire, pour les définir, de se baser, non sur une description, mais sur des *pourcentages* de différents types. Les caractères utilisés doivent par conséquent permettre un classement facile des individus. On doit pouvoir définir un petit nombre de catégories (par exemple : présence ou absence du caractère), faciles à observer, et telles que la répartition obtenue pour les individus, corresponde à leur répartition génotypique.

Il est avantageux que ces caractères soient à hérédité simple : les obtenteurs peuvent ainsi les introduire en proportion voulue dans leurs variétés.

Le test « Fluorescence » de GENTNER, jusqu'ici utilisé pour la distinction entre ray-grass anglais et italien, répond parfaitement à tous ces critères.

II. — BIBLIOGRAPHIE

En 1929, GENTNER remarque que des graines de ray-grass italien, mises à germer sur papier-filtre, donnent naissance à des plantules dont la racine laisse sur le papier une trace fluorescente bleue visible sous lumière ultra-violette. Cette trace se conserve intacte pendant des années sur le papier sec. Selon lui, le ray-grass anglais ne possède pas cette propriété.

MERCER et LINEHAN en 1931, DORPH-PETERSEN en 1934, RAMPTON en 1938, et quelques autres, constatent que certains ray-grass anglais typiques sont capables de produire le phénomène, et même, que certains rays-gras italiens en sont incapables.

Néanmoins, tous concluent à l'utilisation possible de cette propriété pour estimer la pureté spécifique du ray-grass.

Le principe est adopté officiellement par l'Association Internationale d'Essais de Semences en 1953. Après révision en 1956, les règles édictées concernent l'importance des échantillons, la lampe à utiliser, les dates d'examen (6[e] et 14[e] jour), et indiquent que le pourcentage doit être exprimé par rapport au nombre de plantules normales germées.

En 1954, SCHMIDT signale l'importance de la qualité du papier : selon la nature de ce dernier, certaines racines y laissent une trace fluorescente, ou non.

La *génétique* du caractère a été étudiée par CORKHILL en 1932, LINEHAN et MERCER en 1933 et WOODFORD en 1935. Ils ont trouvé :

— une hérédité monofactorielle, la production de traces étant dominante ;

— pas de liaison étroite avec les autres caractères du ray-grass italien, tels que présence de barbes, longévité, conduplication des feuilles, etc...

Cependant, une étude serrée des résultats de WOODFORD permet, parmi 19 croisements F1, d'en déceler un où le schéma indiqué n'est pas correct : l'un des parents réagissait négativement au test de GENTNER, ainsi que tous ses descendants en autofécondation ; l'autre réagissait positivement, et donnait par autofécondation des plantules des deux catégories. On se trouvait donc dans le cas classique :

$$aa \times Aa \quad \rightarrow \quad 1\ Aa + 1\ aa$$

Or, sur 49 plantules normales, les phénotypes observés se répartissaient en39 dominants et 10 récessifs, ce qui donne, par rapport à l'hypothèse, un χ^2 de 17,2 avec 1 degré de liberté (la valeur limite pour $P = 0{,}01$ est 6,6).

De plus, si pour les 6 autres croisements du même type cités par l'Auteur les χ^2 respectifs sont non significatifs, leur somme est égale à 15,23, ce qui, pour 6 degrés de liberté, correspond à une probabilité de 0,02.

Or, il est à remarquer que ces auteurs ne précisent généralement pas dans quelles conditions exactes ils opèrent. WOODFORD indique cependant qu'il travaille à 18-25°C avec du papier WHATMAN pour chromatographie.

Enfin, en 1957-1958, P. MANSAT, au cours d'une étude en voie de publication (1), démontre à la Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes qu'il ne s'agit pas du résultat de l'action d'un exsudat des racines sur le papier, mais que c'est cet exsudat lui-même qui est fluorescent, le papier jouant seulement un rôle de concentration par adsorption.

(1) Annales de l'amélioration des plantes, n° 3, 339—344.

III. — POSITION DU PROBLÈME

Étant donné l'interfertilité totale des *Lolium italicum* et *perenne* et la simplicité génétique du caractère envisagé, on pouvait penser que ce dernier n'était pas caractéristique du ray-grass italien, mais pouvait exister ou non en proportions variables, dans les deux espèces, et par conséquent être utilisé pour la caractérisation variétale. Les résultats de MERCER et LINEHAN, de DORPH-PETERSEN, de NILSSON et de RAMPTON le confirment.

Dans ce but, des travaux avaient été entrepris par P. MANSAT à la Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Les lampes utilisées ont toujours répondu aux exigences de l'Association Internationale d'Essais de Semences, plus de 80 p. 100 de leur rayonnement étant compris entre 3 500 et 3 700 Å.

Les résultats avaient d'abord été très variables, même à l'intérieur d'un lot donné, et les chiffres obtenus, très inférieurs à ceux de la plupart des auteurs. P. MANSAT avait alors cherché à savoir pourquoi.

Pensant que ceci pouvait *a priori* s'expliquer par l'équipement, d'ailleurs assez divers, utilisé alors (par exemple, dans certains bacs en métal, peints au minium, ce dernier se répandait dans l'eau et venait tacher le papier filtre), il avait mis au point la technique suivante, destinée à éviter tout inconvénient de ce genre, et à permettre le testage rapide d'un grand nombre de plantules. C'est celle qui a été utilisée depuis lors (fig. 1 et 2).

Dans des bacs de 20 cm × 80 cm × 7 cm, une trentaine de bandes de 3 papiers filtre plissés sont placées transversalement, obliquement, supportées par des tringles en haut et calées par de petits tasseaux en bas. Bacs, tringles et tasseaux sont en matière plastique insoluble. Chaque papier comporte environ 17 plis, ce qui fait une cinquantaine par bande et environ 1 500 pour un bac. Dans chaque pli, une graine est déposée à 2 cm du sommet, après prétrempage de 12 heures dans l'eau. On verse 1 à 2 cm d'eau dans le fond du bac, pour mouiller le papier filtre par capillarité. La lecture est effectuée au bout de 15 jours.

Les expériences avaient donc été recommencées. Les pourcentages obtenus, aussi variables que précédemment, avaient été encore plus faibles.

La nature des accessoires n'étant plus en cause, c'étaient sans doute les autres aspects de la technique qui étaient incorrects.

A la suite de P. MANSAT, c'est à déterminer la cause de cet échec que nous nous nous sommes attachés.

Tout d'abord, un lot de semences de ray-grass italien RITA, le même que nous avons utilisé par la suite dans toutes les expériences citées dans cet article, sauf mention contraire, fut envoyé aux Stations d'essais de semences de différents pays. Le tableau 1 indique leurs résultats, obtenus partout sur environ 400 graines.

Il y avait donc bien lieu d'incriminer la technique. De plus, le fait que, dans une station donnée, on obtenait des chiffres plus élevés en opérant à l'obscurité totale qu'à la lumière du jour, confirmait les constatations que nous avions faites dans l'expérience décrite ci-dessous et qui avait été réalisée entre temps.

Le but de cette étude est de déterminer la cause de la variabilité constatée et la manière d'y porter remède.

TABLEAU I

Résultats obtenus par quelques Stations d'Essais de Semences sur un même lot de graines de ray-grass italien RITA.

Station	Pourcentage de racines à trace fluorescente	Conditions dans lesquelles le test a été effectué			Remarques
		Papier-filtre	Éclairement	Température	
Zurich	43,0	ordinaire	lumière du jour	21-22°C	Significativement différents à P = 0,01
Zurich	64,0	ordinaire	obscurité totale	21-22°C	
Cambridge	82,0	ordinaire	lumière du jour	20-27°C	
Stockolm.........	64,1	ordinaire	lumière du jour	18°C	Significativement différents à P = 0,01
Stockolm.........	80,6	ordinaire	lumière du jour	18°C	
Stockolm.........	96,6	ordinaire	obscurité totale	30°C	
Stockolm.........	98,9	ordinaire	obscurité totale	30°C	
Dublin	72,0	Whatman n° 1	lumière du jour	20°C	

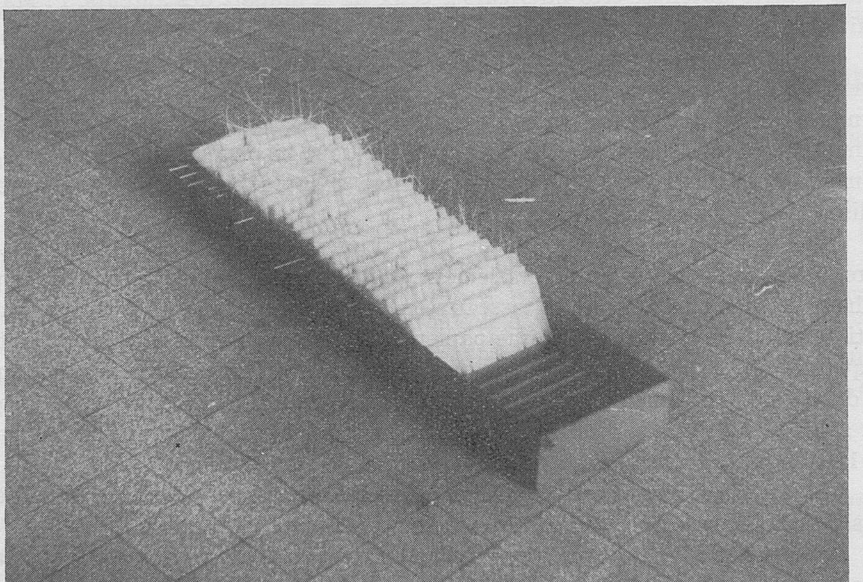


FIG. 1. — *Bacs en matière plastique utilisés à la Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes pour le test « fluorescence » de* GENTNFR.

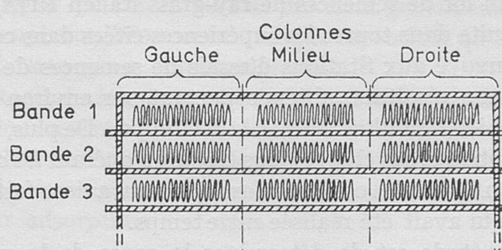


FIG. 2. — *Disposition, en plan, des papiers-filtre dans un bac utilisé pour le test « fluorescence » de* GENTNER.

IV. — MISE AU POINT DE LA TECHNIQUE

A. — ÉTUDE DE L'ACTION DE DIFFÉRENTS FACTEURS

Nous avons d'abord testé, par la méthode du χ^2, l'homogénéité des 31 bandes de 3 papiers filtre d'un *même* bac dans les dernières expériences de P. MANSAT (en groupant ou non les bandes par deux pour le calcul). Voici par exemple les résultats de 2 bacs d'un même lot de la variété FAT (Vilmorin) et de 4 bacs d'un même lot de RITA (I. N. R. A.).

	% obtenus	Homogénéité			
		χ^2	Degrés de liberté	Limite de χ^2 pour	
				P = 0,05	P = 0,01
Fat 1er bac	30,6	33,7	16	26,3	32,0
2eme bac	17,0	91,2	30	43,8	50,9
Rita 1er bac	29,7	14,9	30	43,8	50,9
2eme bac	32,5	44,6	28	41,3	48,3
3eme bac	33,7	61,5	15	25,0	30,6
4eme bac	35,6	21,0	15	25,0	30,6

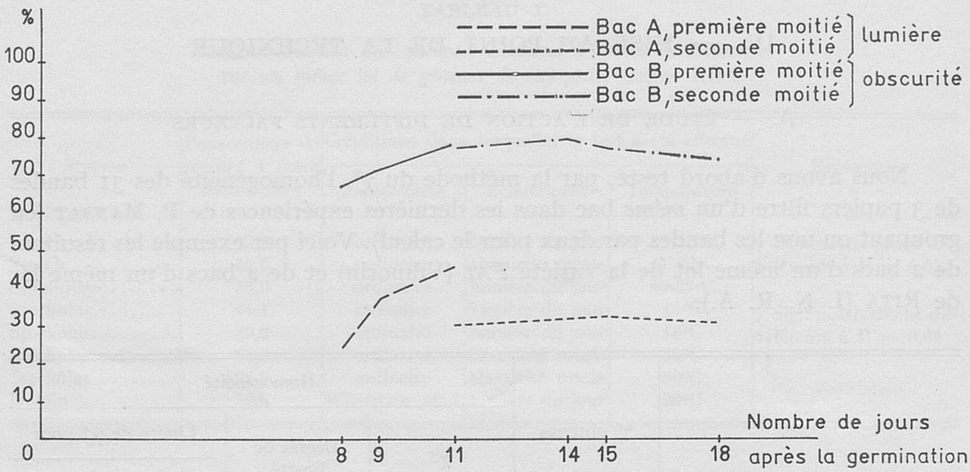
Il pouvait donc y avoir hétérogénéité à l'intérieur même d'un bac. Ceci nous a amenés à nous orienter vers des facteurs susceptibles de varier dans ces limites. Or, d'une part, le plissage du papier étant irrégulier, nous avons pensé que l'*éclairement* reçu par les racines pouvait l'être également. D'autre part, on pouvait envisager une légère *mise en solution de la matière plastique*, qui irait se fixer sur les plis extérieurs des papiers filtre.

Afin d'avoir une idée de l'action de ces deux facteurs, un bac (A) fut mis à la lumière du jour, un autre (B) à l'obscurité totale. Les papiers filtre étant détériorés facilement par les manipulations, la première moitié de chaque bac fut observée d'abord plusieurs fois de suite, puis fut relayée par l'autre moitié. A chaque fois, les comptages furent faits séparément pour chaque papier-filtre. Il était ainsi possible, par la méthode du χ^2, de se livrer à trois comparaisons :

a) entre les trois « colonnes » de papiers situées respectivement le long du côté gauche, et droit, du bac, et au milieu (fig. 2) pour juger d'une action éventuelle de la matière plastique. Les valeurs de χ^2 obtenues à cet égard pour chaque demi-bac aux différentes dates ont correspondu à une probabilité toujours supérieure à 0,10 : il n'y avait donc pas lieu de suspecter ce facteur ;

b) entre différentes « bandes » de chaque demi-bac, pour connaître l'homogénéité dans celui-ci. Toutes les valeurs trouvées ont été non significatives, à l'exception de la seconde moitié du bac B, où la probabilité du χ^2, voisine de 0,07 le 11e jour, passa à 0,01 le 18e ;

c) entre les deux bacs même, pour avoir une idée du rôle de l'éclairement. Les résultats sont indiqués dans le graphique 1.



GRAPHIQUE I. — *Evolution de pourcentages de plantules dont la racine laisse une trace fluorescente sur le papier-filtre, à l'obscurité et à la lumière.*

On pouvait donc conclure à une action de la lumière. Les résultats obtenus le 11e jour sur les deux moitiés du bac A sont significativement différents, ce qui n'est pas le cas du bac B. L'observation a d'ailleurs montré qu'à partir du 11e jour, si le pourcentage de traces fluorescentes restait sensiblement constant, *certaines disparaissaient pendant que d'autres continuaient à apparaître.*

B. — ÉTUDE DU MODE D'ACTION DE LA LUMIÈRE

Nous avons alors cherché à résoudre le problème de savoir si la lumière agissait sur la production du corps fluorescent par la racine, ou détruisait simplement celui-ci sur le papier. Il fallait donc séparer les deux phénomènes. Nous avons cherché à isoler le second en opérant sur des traces préexistantes, après enlèvement de leur source c'est-à-dire des racines.

La première expérience porta sur 2 bacs : laissés d'abord à l'obscurité pour obtenir le maximum de traces fluorescentes, ils firent l'objet d'un comptage au bout de 17 jours puis on enleva les plantules et remit le tout en place. L'un des bacs, qui devait servir de témoin en restant à l'obscurité, dut être abandonné par suite d'une erreur de manipulation. L'autre fut transporté à la lumière du jour puis observé deux fois encore ; 244 plantules avaient germé normalement le 17e jour. Les nombres de traces fluorescentes, exprimés directement et en p. 100 de 244, ainsi que les χ^2 « homogénéité entre bandes » après groupage nécessaire, furent les suivants :

	Nombre de traces	%	χ^2 (6 do liberté)
17 eme jour	193	79,0	6,21
21 eme jour	176	72,2	11,89
28 eme jour	150	65,6	17,41

Pour 6 degrés de liberté la valeur de χ^2 au seuil $P = 0{,}05$ est de 12,5. On peut donc conclure :

a) qu'il y a bien eu, comme prévu, disparition de traces, mais sans qu'on soit sûr qu'il ne s'agisse pas d'une simple dilution par l'eau ;

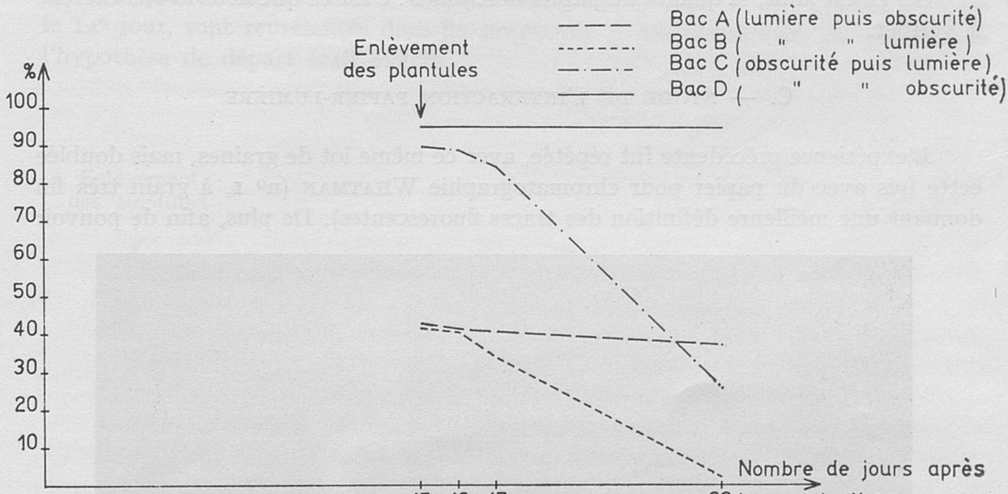
b) cette disparition s'est accompagnée d'une hétérogénéité croissante de celles qui restaient. En d'autres termes : *elle s'est produite de façon irrégulière.*

Cette expérience, manquant de témoin, fut bien entendu refaite, de façon plus complète cette fois, puisqu'elle portait sur 4 bacs A, B, C et D. Le premier comptage et l'enlèvement des plantules eurent lieu le 15e jour. Les bacs furent respectivement exposés ainsi :

	Avant le 15eme jour	Après le 15eme jour
Bac A............	lumière	obscurité
Bac B............	lumière	lumière
Bac C............	obscurité	lumière
Bac D............	obscurité	obscurité

Le lot de graines utilisé jusqu'ici commençant à s'épuiser, fut remplacé par un autre, toujours de ray-grass d'Italie RITA.

Les résultats, exprimés en p. 100 du nombre de graines germées le 15e jour, sont représentés sur le graphique II.



GRAPHIQUE II. — *Evolution du pourcentage de traces fluorescentes avec le temps, en fonction de l'éclairement*

Si on calcule, pour les bacs B et C, les χ^2 « homogénéité entre bandes » aux différentes dates, et les probabilités correspondantes, on obtient :

		15eme jour	17eme jour	23eme jour
Bac B	χ^2 P	20,93 0,15	25,65 0,03	— —
Bac C	χ^2 P	1,72 0,40	5,98 0,20	15,97 0,07

Les conclusions sont donc les mêmes, et on peut cette fois affirmer qu'il existe une disparition des traces fluorescentes due à la lumière.

On pouvait penser que la rapidité de cette disparition, beaucoup plus grande que dans le cas précédent, était due à une différence éventuelle de papier.

Nous avons cherché à savoir si dans la pratique il suffirait d'opérer à l'obscurité :

Cinq lots de ray-grass italien RITA furent donc soumis au test de GENTNER, à raison de 500 graines chaque, à l'obscurité. Les pourcentages obtenus s'échelonnèrent entre 55 et 65 environ. Les χ^2 « homogénéité entre bandes » furent calculés : deux d'entre eux étaient significatifs. D'autre part leur somme était de 96,9 ; la somme de leurs degrés de liberté étant 55, cela correspondait à une probabilité $p = 0{,}0005$. Globalement, il y avait donc encore une hétérogénéité « intra-bacs », et, de même que les résultats encore très faibles, ceci ne pouvait plus être attribué qu'au papier :

Si on considère également la *variabilité des pourcentages obtenus* dans les diverses expériences, surtout à la lumière, l'irrégularité de disparition des traces soumises à ce même traitement, et si on tient compte des travaux de SCHMIDT, on peut supposer qu'*il existe, irrégulièrement répartie dans le papier, une substance capable de détruire le produit fluorescent, et que son action est considérablement renforcée à la lumière.*

S'il en est ainsi, la qualité du papier doit jouer : c'est ce que nous avons cherché à vérifier.

C. — ÉTUDE DE L'INTERACTION PAPIER-LUMIÈRE

L'expérience précédente fut répétée, avec ce même lot de graines, mais doublée cette fois avec du papier pour chromatographie WHATMAN (n° 1, à grain très fin donnant une meilleure définition des traces fluorescentes). De plus, afin de pouvoir

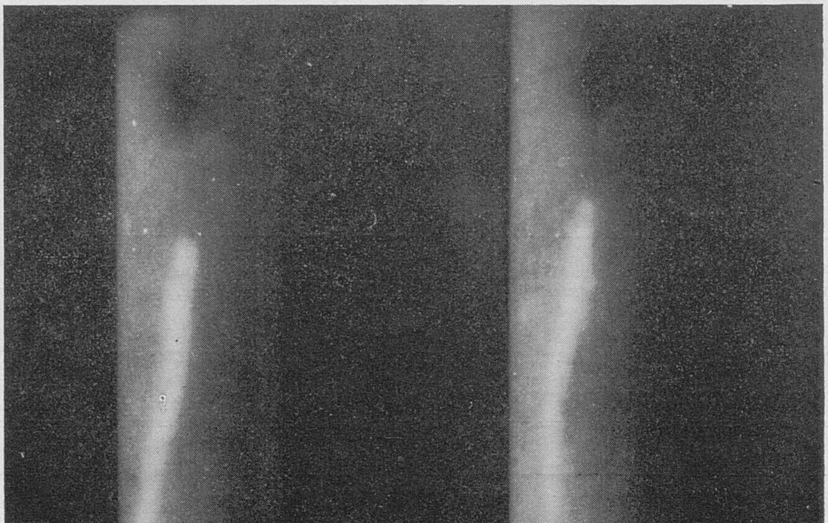


FIG. 3. — *Trace fluorescente d'une racine de ray-grass sur papier filtre dans un tube à essai.*

prolonger les observations sans que le papier ne s'abîme au cours des manipulations, chaque bac fut remplacé par un ensemble de 50 tubes à essai, disposés obliquement, contenant un peu d'eau et une bande de papier filtre sur laquelle, vers le haut, était posée la graine (fig. 3).

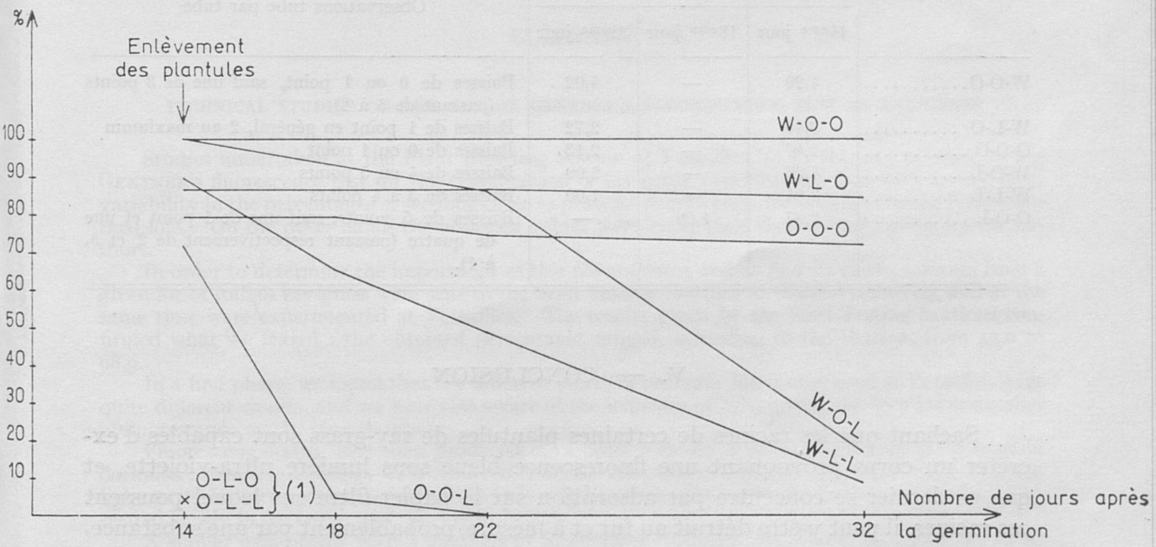
Il y avait donc huit unités de 50 tubes, que nous symboliserons ainsi :

O — L — L	W — L — L
O — L — O	W — L — O
O — O — L	W — O — L
O — O — O	W — O — O

La première lettre désigne le papier (ordinaire ou WHATMAN), les deux autres le traitement (lumière ou obscurité) appliqué avant et après l'enlèvement des plantules le 14e jour.

Les deux sortes de papier étant livrées par le fabricant en boîtes de plusieurs feuilles, nous avons garni les tubes avec des bandes provenant d'une même feuille ou de feuilles voisines, afin d'avoir la plus grande homogénéité d'un traitement à l'autre.

Les pourcentages obtenus, toujours comptés par rapport aux graines germées le 14e jour, sont représentés dans le graphique 3. Ils permettent de penser que l'hypothèse de départ était exacte.



GRAPHIQUE III. — *Evolution du pourcentage de traces fluorescentes avec le temps, en fonction du papier et de l'éclairement.*

(1) OLO a donné 3 traces sur 49 graines germées, le 14eme jour.
OLL a donné 1 trace sur 48 graines germées, le 14eme jour.
Sur ces 4 tubes 2 ont été mis ensuite à la lumière, et les traces avaient disparu le 18eme jour.
2 ont été mis ensuite à l'obscurité : une seule trace avait disparu le 32eme jour.

D'autre part, lors de chaque observation, l'intensité de la fluorescence de chaque trace a été notée, de 0 (rien) à 5 (très intense). Le tableau 2 donne, pour chaque unité de 50 tubes mentionnée :

— la note moyenne de ceux qui montraient une trace fluorescente au jour indiqué ;

— l'allure générale de l'évolution des notes d'une date à l'autre, d'après les observations faites tube par tube.

Il donne lieu à deux remarques principales :

a) même sur papier WHATMAN à l'obscurité, une certaine destruction semble s'être produite sans qu'on puisse affirmer qu'il ne s'agit pas d'une simple dilution par l'eau. Si c'est le cas, le fait que cette destruction était légère permet d'apprécier le peu d'importance d'une telle dilution éventuelle ;

b) la baisse d'intensité apparaît homogène entre les 50 tubes d'un groupe. Si l'on se réfère à la façon dont les tubes ont été garnis, ceci fait penser que, même pour le papier ordinaire, une feuille est relativement homogène. L'hétérogénéité constatée existerait donc entre feuilles ou entre livraisons différentes.

TABLEAU 2

Evolution de l'intensité des traces fluorescentes avec le temps en fonction du papier et de l'éclairement.

	Note moyenne des traces fluorescentes			Observations tube par tube
	14^{eme} jour	18^{eme} jour	32^{eme} jour	
W-O-O	4,20	—	4,02	Baisses de 0 ou 1 point, sauf une de 3 points (passant de 5 à 2)
W-L-O	3,40	—	2,72	Baisses de 1 point en général, 2 au maximum
O-O-O	2,47	—	2,13	Baisses de 0 ou 1 point
W-O-L	4,25	—	2,00	Baisses de 4 ou 5 points
W-L-L	3,54	—	1,00	Baisses de 3 à 4 points
O-O-L	2,97	1,00	—	Baisses de 5 points, sauf une de 1 point et une de quatre (passant respectivement de 2 et 5, à 1).

V. — CONCLUSION

Sachant que les racines de certaines plantules de ray-grass sont capables d'excréter un corps provoquant une fluorescence bleue sous lumière ultra-violette, et que ce dernier se concentre par adsorption sur le papier filtre sur lequel poussent ces racines, il peut y être détruit au fur et à mesure, probablement par une substance, présente en quantité abondante et irrégulière dans les papiers ordinaires, et beaucoup moins dans les papiers de bonne qualité comme le papier WHATMAN pour chromatographie, l'action de cette substance étant considérablement plus intense à la lumière.

Cette destruction est responsable des résultats très variables et généralement inférieurs à la réalité, obtenus par le test de GENTNER tel qu'il est utilisé habituellement.

Nous avons cherché à savoir s'il suffirait d'opérer avec du papier WHATMAN à l'obscurité pour éliminer toute hétérogénéité.

Pour cela, nous avons soumis au test de GENTNER ainsi modifié, six lots de différentes multiplications commerciales de ray-grass hybride FAT (variété des Ets Vilmorin). Les pourcentages obtenus s'échelonnèrent entre 63 et 77. Après calcul des χ^2 « homogénéité entre bandes », deux d'entre eux étaient légèrement significatifs, et le total des χ^2 se montait à 79,15. La somme de leurs degrés de liberté étant 54, la probabilité correspondante était 0,01. Il subsiste donc une certaine hétérogénéité à l'intérieur même des bacs. Nous avons cherché s'il serait possible de l'éliminer en jouant sur la nature de l'eau utilisée. Plusieurs expériences, comprenant différentes sortes d'eau (ordinaire, « adoucie », bipermutée, distillée dans différents types d'appareils) nous ont donné des résultats contradictoires, permettant seulement de conclure à une influence du facteur étudié.

Nous pensons qu'une étude sur ce sujet serait intéressante, mais que la détermination de la nature chimique du corps fluorescent permettrait mieux que toute autre recherche de résoudre ce problème.

En attendant, nous pensons qu'il est nécessaire, pour avoir des résultats sensiblement corrects et fidèles, de pratiquer le test « fluorescence » des ray-grass à l'obscurité et avec du papier de bonne qualité.

Reçu pour publication en septembre 1960.

SUMMARY

TECHNICAL STUDIES ON THE USE OF GENTNER'S FLUORESCENCE TEST IN RAY-GRASS

Studies undertaken at the Plant Breeding Station of Versailles by P. MANSAT in order to use GENTNER's fluorescence test for the classification of ray-grass varieties, had met with a very large variability in the percentages of seedlings able to provoke fluorescence, for samples coming from identical lots. On the other hand, the obtained values were lower than those usually given by the authors.

In order to determine the importance of this phenomenon and to find its cause, samples from a given lot of italian ray-grass were sent to the Seed Testing Stations of various countries, and at the same time were experimented at Versailles. The results given by the Seed Testing Stations confirmed what we feared : the obtained percentages ranged, according to the Station, from 43,0 to 98,9.

In a first phase, we found that the different pieces of ordinary filterpaper used at Versailles gave quite different results, and we were also aware of the influence of light giving rise to a lower number of fluorescence marks than darkness.

Fluorescent marks were then produced on a large scale by a seed-germination of 14 days in darkness ; then the seedlings were removed from the filter-paper and this one, kept moist, either in light or in darkness, was observed afterwards. It has been noted that the fluorescent marks disappeared slowly in darkness, and quickly in light.

A similar experiment with 2 qualities of filter-paper (ordinary and Whatman) gave the same result, with the difference that, on Whatman paper, the marks disappeared more slowly in light and did not disappear at all in darkness.

Thus, it is possible to admit the existence of a substance, irregularly spread over the filter-papers (specially when they are not of a good quality) and able to destroy fluorescent exsudate as fast as it is emitted by the root and adsorbed by the paper ; by this way, the corresponding marks cannot be observed and the results are biased. Therefore, it is necessary to work in darkness and with a good quality paper.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE TECHNIK DES GENTNER'SCHEN « FLUORESZENZTESTS » FÜR WEIDELGRÄSER.

Die an der Zentralstation für Genetik und Pflanzenverbesserung durch P. MANSAT unternommenen Untersuchungen über Benützung der durch GENTNER beschriebenen Fluoreszenzercheinung für die Sortencharakterisierung der Weidelgräser stiess auf eine grosse Variabilität des Prozentsatzes von Keimligen, die fähig sind diese Fluoreszenz hervorzurufen, und dies für Muster aus gleichem Sortiment. Die erhaltenen Werte lagen ausserdem stark unter denen, die geläufig angegeben werden.

Um den Umfang der Erscheinung festzustellen und ihre Ursache zu erforschen, sandte man Muster eines bestimmten Sortiments welschen Weidelgrase an die Samenversuchsstationen verschiedener Länder einerseits, während man sie andererseits in Versailles Versuchen unterwarf. Die Ergebnisse der verschiedenen Samenversuchsstationen bestätigten unsere Befürchtungen, denn die gefundenen Prozentsätze schwankten, je nach Station, zwischen 43,0 und 98,9.

Die in einer ersten Phase in Versailles mit gewöhnlichen Filtrierpapier durchgeführten Versuche ergaben eine grosse Variabilität, je nach dem Filtrierpapier, sowie einen Einfluss des Lichtes, da sich bei Licht eine geringere Anzahl Fluoreszenzspuren als bei Dunkelheit ergaben.

Fluoreszenzspuren wurden alsdann in grosser Zahl durch ein 15-tägiges Keimen im Dunkeln hervorgerufen, dann wurden die Keimlinge vom Filtrierpapier entfernt, und letzteres, sei bei Licht, sei bei Dunkelheit feuchtgehalten und dann beobachtet. Man stellte dann ein Verschwinden der Fluoreszenzspuren fest, langsam im Dunkeln, schnell bei Licht.

Ein gleicher Versuch, mit zwei verschiedenen Qualitäten Filtrierpapier (gewöhnliches und Whatman) hatte dasselbe Ergebnis, mit dem Unterschied dass auf Whatmanpapier das Verschwinden bei Licht langsamer vor sich ging, und im Dunkeln praktisch null war.

Es ist daher anzunehmen, dass auf gewöhnlichem Filtrierpapier, besonders geringerer Qualität, es eine unregelmässig verteilte Substanz gibt, die fluoreszenzierende Verbindung zerstören mag, sobald sie durch die Wurzeln ausgeschieden und durch das Papier adsorbiert wird ; demnach entgehen die Spuren der Beobachtung und sind die Ergebnisse falsch. Es ist also notwendig, bei Dunkelheit und mit Papier guter Qualität zu operieren.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CORKILL L., 1932. Inheritance of fluorescence in ryegrass. *Nature,* **130,** p. 134.

DORPH-PETERSEN K., 1934. Examinations of rye-grass (*Lolium* spp.) in ultraviolet light, made at the Danish State Seed Testing Station. *C. R. Assoc. Intern. Essais Semences,* **2,** 446-449.

GENTNER G., 1929. über die Verwendbarkeit von ultravioletten Strahlen bei der Samenprüfung. *Prakt. Blatt. Pflanzenb. Pflanzensch.,* **6,** 166-172.

JUSTICE O. L., 1946. A review of literature on the use of the fluorescence-test for the classification of *Lolium* species and hybrids. *Proc. Assoc. Off. Seed Anal.,* **36,** p. 86.

LINEHAN P. A. and MERCER S. P., 1933. Fluorescence of *Lolium* seedling in ultra-violet light. *Nature,* **131,** 202-203.

MERCER S. P. and LINEHAN P. A., 1931. Experiments in the diagnosis of species and varieties of *Lolium* by the GENTNER screened ultra-violet light method. *C. R. Assoc. Intern. Essais semences,* **3,** nº 18, 180-191.

RAMPTON H. H., 1938. The use of morphological characters as compared with fluorescence tests with ultra-violet light in classifying the ryegrasses (*Lolium* spp.) of western Oregon. *J. Amer. Soc. Agron.,* **30,** 915-922.

SCHMIDT H. H., 1953. Untersuchungen zu den Fluoreszenzerscheinungen der Keimpflanzen von *Lolium* sp. in ultravioletten Licht. I. Zur Methodik des Fluoreszenztestes. *Angew. Bot.,* **27,** 1-15.

SCHMIDT H. H., 1954. Untersuchungen zu den Fluoreszenzerscheinungen der Keimpflanzen von *Lolium* sp. in ultravioletten Licht. II. Die Bedeutung der Filterpapiere für die Ausbildung der Fluoreszenzbahnen. *Ber. dtsch. Bot. Ges.,* **66,** 420-426.

WOODFORD A. H., 1935. The inheritance of a substance in the roots of seedling hybrid derivatives of *Lolium perenne* L. × *Lolium multiflorum* Lam. causing a fluorescence reaction visible in filter-paper by screened ultraviolet light. *J. Linn. Soc. London,* **50,** 141-151.

X., 1956. International rules for seed testing. *C. R. Assoc. Intern. Essais Semences,* **21,** 37-39.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11**, (3), 369-373.

OBTENTION D'AMPHIDIPLOIDES A PARTIR DE F_1 (*TRITICUM AESTIVUM* × *SECALE CEREALE*)

Yvonne CAUDERON et Bernadette SAIGNE

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches agronomiques du Massif Central, Clermont-Ferrand

SOMMAIRE

Le traitement à la colchicine de plantes F_1 *Triticum aestivum* × *Secale cereale* nous a permis d'obtenir dix-huit nouveaux *Triticale* différents. Le traitement a été effectué au stade de la montée, en coiffant des talles (rabattues à cinq centimètres) d'un tampon de coton hydrophile imbibé de colchicine à 0,4 p. 100 en solution aqueuse. Ce tampon est enveloppé et maintenu en place durant quarante-huit heures par un film de polyéthylène fixé à la base des talles. A la suite du traitement, aucune des cinquante trois plantes traitées n'est morte et trente et une d'entre elles ont donné des descendants amphidiploïdes.

INTRODUCTION

L'obtention de descendants fertiles est un problème difficile pour les sélectionneurs qui travaillent à partir d'hybrides interspécifiques. *L'autofécondation* est rarement utilisable même dans le cas d'hybrides partiellement fertiles ; elle implique l'étude de gros effectifs et les descendances F_2 obtenues contiennent généralement une forte proportion de types léthaux ou subléthaux. En général, on est amené à faire des recroisements.

L'utilisation directe du recroisement par l'un des parents ou par une espèce voisine est intéressante dans le cas d'hybrides F_1 partiellement fertiles (hybrides pentaploïdes de Blé par exemple). Elle est assez aléatoire quand il s'agit d'hybrides hautement stériles, en raison de la faible fréquence des gamètes femelles viables ; elle n'est alors qu'un pis-aller utilisé lorsque les amphidiploïdes sont peu vigoureux, stériles ou instables : le cas s'est présenté pour nous avec des amphidiploïdes *Triticum aestivum* (L.) Bowden × *Agropyrum intermedium* (Host) P. B.

La création d'amphidiploïdes par traitement des F_1 à la colchicine permet théoriquement d'obtenir des plantes fertiles, le doublement du stock chromosomique entraînant un appariement normal au moment de la réduction chromatique.

D'une part, l'amphidiploïde constitue une espèce nouvelle, d'autre part, il est généralement très facile à recroiser.

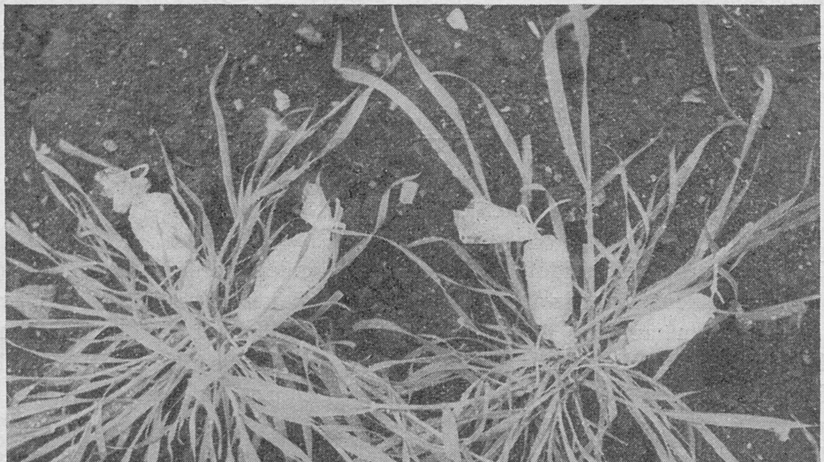
Du point de vue technique, l'obtention des amphidiploïdes soulève néanmoins quelques difficultés, le traitement à la colchicine étant généralement effectué dans des conditions défavorables : grains F_1 rares, mal conformés, germant difficilement et donnant souvent des plantes peu vigoureuses, à croissance très lente, au moins au début de la végétation.

MÉTHODE

Pour être efficaces, les traitements de grains doivent être appliqués à des doses telles qu'ils provoquent la mort d'un assez fort pourcentage d'individus ; ils bloquent en outre pendant un certain temps la croissance des plantes touchées. Il est donc dangereux de les utiliser sur du matériel précieux déjà handicapé au départ.

BELL (1950) a mis au point un certain nombre de méthodes de traitements de plantes qu'il a utilisées avec succès chez les Triticinées. L'une d'elles consiste à retourner et à ajuster des tubes remplis d'une solution aqueuse de colchicine sur des talles coupées. Pour l'obtention de *Triticale* hexaploïdes et octoploïdes, elle a été employée notamment par SANCHEZ-MONGE (1956, 57, 58). Cet auteur signale des pourcentages de réussite de 46 p. 100 (69 plantes touchées sur 150) dans le cas des *Triticale* hexaploïdes (1958) et de 77 p. 100 dans le cas de *Triticale* octoploïdes (1957) (20 plantes touchées sur 26 pour un même croisement F_1).

Telle qu'elle est décrite par BELL, cette méthode présente quelques inconvénients pratiques lorsqu'il s'agit de traiter de grosses séries : entre autres la nécessité de manipuler des tubes pleins de colchicine, de les fixer à l'aide d'un support rigide et de renouveler la solution de colchicine au moins une fois au cours du traitement. Nous l'avons simplifiée de la manière suivante :



Les F_1 sont semées en pot en octobre ou novembre. Les plantes, maintenues en serre jusqu'au printemps, sont repiquées en pleine terre début mars, à écartement suffisamment grand (30 cm × 30 cm) pour permettre un tallage abondant et échelonné. Un mois environ après le repiquage, les plantes ont bien repris : elles sont en période de croissance active, près du stade montée. On fait alors un premier traitement (cf. figure) en procédant de la façon suivante :

— Rabattre à 5 cm les deux ou trois talles les plus développées.

— Entourer le moignon de coton hydrophile et envelopper celui-ci d'un manchon de matière plastique (film de polyéthylène) serré à la base de la talle par un élastique.

— Imbiber fortement le coton de colchicine à 0,4 p. 100 en solution aqueuse [1], et fermer le manchon de matière plastique au sommet avec un élastique de manière à obtenir un ensemble bien étanche.

— Enlever coton et matière plastique 48 heures plus tard. Les talles traitées meurent généralement. L'action de la colchicine se manifeste d'ailleurs très souvent dès les premières vingt-quatre heures par l'apparition de traînées brunâtres sur les limbes des feuilles des talles non traitées ;

TABLEAU I

Résultats des croisements tentés au cours des années 1958, 59 et 60 et des traitements faits suivant la méthode décrite.

Blés♀ \ Seigles♂	Lignée 10	Lignée 18	Lignée 45	Lignée 51	Lignée 84	Lignée 119	Total
Funo	×	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{0}{1}$	$\frac{}{1}$	$\frac{0}{2}$	$\frac{2}{6}+\frac{}{1}$
Florence Aurore	×	$\frac{1}{2}$	×	×	$\frac{0}{1}$	×	$\frac{1}{3}$
Funotto	×			$\frac{1}{2}$	$\frac{}{1}$	×	$\frac{1}{2}+\frac{}{1}$
Fortunato	×			$\frac{1}{1}$	×	$\frac{}{4}$	$\frac{1}{1}+\frac{}{4}$
Mara	$\frac{1}{1}$			$\frac{0}{1}$	$\frac{}{1}$	×	$\frac{1}{2}+\frac{}{1}$
Etoile de Choisy	×	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{}{4}$	×	$\frac{5}{8}+\frac{}{4}$
(Frontana × Etoile de Choisy) N° 28	$\frac{3}{3}$	×	$\frac{3}{4}$	$\frac{5}{6}$	×	$\frac{2}{3}$	$\frac{13}{16}$
(90 × Etoile de Choisy) N° 342	$\frac{1}{1}$	$\frac{1}{1}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{0}{3}$	$\frac{1}{4}$	×	$\frac{6}{14}$
Ideal	$\frac{1}{1}$	×		×	×		$\frac{1}{1}$
Total	$\frac{6}{6}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{8}{13}$	$\frac{10}{18}$	$\frac{1}{5}+\frac{}{7}$	$\frac{2}{5}+\frac{}{4}$	$\frac{31}{53}+\frac{}{11}$

— Le numérateur de la fraction indique le nombre de *Triticale* obtenus.
— Le dénominateur indique le nombre de F_1 traitées.
— Les fractions sans numérateur représentent des F_1 obtenues en 1960, en cours d'étude.
— Les cases marquées d'une croix représentent les croisements non réussis.
— Les cases vides représentent les croisements non tentés.

souvent, ces feuilles se dessèchent au bout de quelques jours. Certaines des talles non traitées donnent des épis ou secteurs d'épis présentant des étamines déhiscentes : ces épis sont immédiatement marqués.

— Afin de maintenir les plantes en état de végétation continue, rabattre les épis stériles trois semaines environ après la floraison.

Un deuxième traitement est fait un mois après le premier et le traitement peut être répété tant que la plante forme de nouvelles talles.

[1] Nous avons utilisé 10 cc de solution par talle traitée.

MATÉRIEL

Nous disposions de 52 plantes F_1 au moment du traitement en 1960 (une seule plante, issue du croisement entre *Etoile de Choisy* et la lignée de Seigle 18, avait été traitée avec succès l'année précédente).

Les croisements avaient été réalisés par BERBIGIER à la Station de Clermont-Ferrand avec les variétés suivantes :

— *Blés* : une série très variée de Blés précoces : *Funo, Florence-Aurore, Funotto, Fortunato, Mara, Ideal, Etoile de Choisy, (Frontana × Etoile de Choisy) nº 28, (90 × Etoile de Choisy) nº 342* (1).

— *Seigles* : plusieurs lignées consanguines obtenues à la Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand à partir de la variété *Petkus* ou de populations locales.

Nous avons complété en partie cette série de croisements en 1960.

Les résultats des croisements tentés au cours des années 1958, 1959 et 1960 sont présentés dans le tableau I. Toutes les F_1 mentionnées ont été contrôlées cytologiquement avant le traitement.

RÉSULTATS

Notre premier objectif était d'obtenir les amphidiploïdes à partir d'un nombre de F_1 souvent très faible (une seule plante pour bon nombre de combinaisons), les géniteurs ayant été choisis non pas en raison de leurs possibilités de croisement mais pour leurs qualités culturales. De plus, ce matériel était trop hétérogène pour que nous puissions nous livrer à des essais systématiques.

Par mesure de précaution, nous avons effectué deux ou trois traitements, mais il semble qu'un seul traitement soit aussi efficace.

Le tableau 2 rend compte des résultats obtenus avec un, deux ou trois traitements : les pourcentages de plantes touchées sont à peu près les mêmes dans tous les cas. Au total, plus de la moitié des plantes traitées ont donné des grains et aucune plante n'est morte.

TABLEAU 2

Résultat des traitements à la Colchicine.

Nombre de traitements effectués	1 traitement	2 traitements	3 traitements	Total
Nombre de plantes traitées	22	28	3	53
Nombre de plantes touchées	13	17	3	33
Nombre de plantes fertiles	13	16	2	31
Nombre de grains obtenus (Moyenne par plante)	31,0	14,2	29,7	22,2

Dans le tableau I nous avons présenté le détail des *Triticale* obtenus : là encore il est difficile de tirer des conclusions sur la facilité de doublement chromosomique des différentes F_1, les effectifs traités dans chaque catégorie étant trop faibles.

(1) Ces deux dernières lignées, non commercialisées, sont des obtentions de l'I. N. R. A. : l'une de la Station de Montpellier, l'autre de la Station de Versailles.

CONCLUSION

Cette méthode devrait pouvoir être appliquée avec succès à tous les hybrides interspécifiques de Graminées. Elle présente l'inconvénient d'être coûteuse en colchicine, ce qui est négligeable si l'on considère le « prix » de certains de ces hybrides ; par contre, elle présente l'avantage d'être souple, simple et efficace ; d'ailleurs, le contrôle de la température en fonction de la durée du traitement et de la concentration devrait permettre d'augmenter les chances de réussite.

Reçu pour publication en mai 1961.

SUMMARY

OBTENTION OF AMPHIDIPLOIDS FROM F_1 PROGENY (*Triticum aestivum* × *S. cereale*)

Colchicine treatment of plants F_1 *Triticum aestivum* × *S. cereale* has given 18 new and different *Triticale*. Treatment is applied at shooting stage : tillers, cut back at 5 cm, are covered with a wad of cotton-wool wet with colchicine at 0,4 % in an aqueous solution. This wad is enveloped and maintained during 48 hours by a film of polyethylene fixed at the basis of tillers. After this treatment, none of the 53 treated plants died and 31 of them gave an amphidiploid progeny.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE ERZEUGUNG VON AMPHIDIPLOIDEN VON F_1 AUSGEHEND (*Triticum aestivum* × *Secale cereale*)

Durch Behandlung der F_1-Pflanzen *Triticum aestivum* × *Secale cereale* mit Colchizin erhielten wir 18 neue und verschiedene *Triticale*.

Die Behandlung fand beim Schossen statt ; über die auf 5 cm umgestülpten Triebe kam ein mit 0,4 % Colchizin in Wasserlösung getrankter Wattebausch, der 48 Stunden verblieb, umhüllt und festgahalten durch Polyäthylen, das am Fusse der Triebe befestigt war. Keine der 53 behandelten Pflanzen ist abgestorben und 31 ergaben amphidiploide Nachömmen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BELL G. D. H., 1950. Investigations in the *Triticinae*. I. Colchicine techniques for chromosome doubling in interspecific and intergeneric hybridization. *J. Agric. Sci.*, **40**, 9-18.
SANCHEZ-MONGE E., 1956. Studies on 42-chromosome *Triticale*. I. The Production of the amphiploids. *Ann. Aula Dei*, **4**, 191-207.
SANCHEZ-MONGE E., 1957. Polyhaploids of *Triticale*. *W. I. S.*, **5**, 18-19.
SANCHEZ-MONGE E., 1958. Hexaploid *Triticale*. *Proc. of the First Int. Wheat Genetics Symposium*, 181-194.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11**, (3), 375-377.

RECHERCHES PRÉLIMINAIRES A L'ÉTUDE DE LA RÉSISTANCE DU BLÉ TENDRE A L'OIDIUM (*ERYSIPHE GRAMINIS* D. C.) MISE AU POINT DE LA TECHNIQUE D'ÉTUDE SUR PLANTULES EN SERRE

C. GOUJON

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, Versailles

SOMMAIRE

La realisation de tests en serre, sur plantules, permet de déceler les génotypes résistants en conditions naturelles à *Erysiphe graminis* D. C.

Il a été procédé à une série d'expériences préalables ayant pour objet de définir les conditions expérimentales valables, ainsi qu'à l'étude d'une collection de 300 variétés.

Matériel.

Les variétés *Little Club* et *Selkirk* ont été plus particulièrement utilisées pour l'étude des conditions expérimentales. La première est très sensible en champ, la seconde assez résistante. La valeur générale de la technique a été étudiée à l'aide d'un grand nombre de variétés françaises et étrangères

I. — *Détermination du milieu optimum pour la contamination et la notation.*

a) *Eclairement.* — Les semis contaminés sans éclairement artificiel présentent une infection hétérogène, les plantules de bordure étant beaucoup plus touchées que les autres. Un éclairement artificiel de 10 heures par jour (5 tubes fluorescents de 40 watts éclairant 0,70 m² à une distance de 0,50 m). ne remédie pas à cet inconvénient. Un éclairement artificiel de 16 heures par jour convient parfaitement.

b) *Températures.* — Les plantules ont été élevées et contaminées à la température ambiante de 10°C ± 2 et 20°C ± 2.

— à 20° C, les variétés « sensibles à peu sensibles » en champ présentent toutes une attaque maximum. Seules les variétés entièrement résistantes se distinguent.

— à 10° C, *Selkirk* ne présente aucun symptôme sur les gaines foliaires, les pustules sur limbes sont nombreuses, petites, à contour diffus, le mycelium aérien est peu épais.

A la même température, *Little Club* présente des pustules aussi bien sur gaines que sur limbes ; elles sont nombreuses, leur contour est net et le mycelium aérien est épais.

c) *Humidité*. — Si l'humidité ambiante est faible, le parasite prend une grande extension, et la notation devient impossible.

En résumé, les conditions de milieu les meilleurs sont :
éclairement 16 heures par jour ;
température 10° C ;
humidité 80 p. 100.

II. — *Détermination du stade optimum de contamination.*

Il est impossible de contaminer avec certitude les plantules avant la sortie de la seconde feuille. Une contamination effectuée entre la sortie de la seconde feuille et le moment où elle atteint la moitié de la longueur de la première feuille permet d'infecter la moitié supérieure du limbe de la première feuille.

Une contamination plus tardive n'est pas souhaitable, les dangers d'infection naturelle étant grands en serre.

III. — *Mode de contamination.*

Les plantules dont la seconde feuille vient d'apparaître sont poudrées avec un mélange constitué par un volume de spores, récoltées le jour même, et 10 volumes de talc.

IV. — *Evolution apparente du parasite.*

— à 20° C une variété sensible montre des réactions chlorotiques après 3 jours ; l'attaque est maximum après 5 jours.

— à 10° C, il faut 8 jours pour voir apparaître les réactions chlorotiques sur la même variété, et l'attaque n'est maximum qu'après 12 jours.

V. — *Relations entre les observations de serre et les observations en champ.*

a) les variétés suivantes présentent une résistance totale en serre et en champ.
— *Red Fern Ottawa* (Canada) ;
— *Graecum* (Russie).

5 hybrides complexes reçus des États-Unis en 1960 (collection U. S. Printemps 1960, n° 89-141-351-376-481), tous apparentés à la série des blés *Kenya* (blés créés au Kenya à partir d'hybrides originaires des États-Unis).

b) la variété *Lontoï* (Finlande) présente en serre une réaction nécrotique du type « fleck ». Elle est résistante en champ.

c) un certain nombre de variétés résistantes à peu sensibles en champ, sont assez sensibles en serre ainsi :
Egyptio 208 (Argentine) ;
des hybrides de Versailles :
[(*Marival* × *Thatcher*) × *Rondine*] 35-5 ;
(*Selkirk* × *Etoile de Choisy*) 19-4-3.

d) l'immense majorité des variétés éprouvées (environ 300) est sensible en serre et en champ.

Il faut remarquer que la distinction entre variétés peu sensibles et assez résistantes n'est pas aisée, et que le plus petit changement de milieu fait passer une variété d'une de ces deux catégories dans l'autre.

En conclusion on peut dire que toutes les variétés résistantes en serre le sont en champ, tandis que l'inverse n'est pas vrai.

Reçu pour publication en mai 1961.

SUMMARY

PRELIMINARY STUDIES ON WHEAT RESISTANCE TO MILDEW. TECHNIQUE USED ON SEEDLINGS IN THE GREENHOUSE.

In order to test mildew suceptibility of wheat in greenhouse, a set of preliminary experiments has been carried with a view to precise a technique. Thus, the optimum conditions of environment, stage and inoculation have been defined.

It appears that all the varieties resistant in the greenhouse are also resistant in the field, but the reciprocal is not always true.

ZUSAMMENFASSUNG

VORGÄNGIGE UNTERSUCHUNGEN ZUM STUDIUM DES WIDERSTANDES DES WEIZENS GEGEN MEHLTAU: BESTIMMUNG DES STUDIUMSVERSFAHRENS MIT GEWÄCHSHAUSSÄMLINGEN.

Um die Empfindlichkeit eines Weizens gegen Mehltau im Gewächshaus erproben zu können, wurden eine Reihe von vorgängigen Versuchen ausgeführt. mit dem Zweck, ein Studiumsverfahren festzusetzen. So wurden die Bedingungen bestimmt, die optimal bezüglich der Umgebung, des Stadiums und der Ansteckungsform erscheinen.

Die Varietäten, die im Gewächshaus widerstandsfähig sind, scheinen es auch im Felde zu sein, obgleich es umgekehrt nicht der Fall sein mag.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11**, (3), 379-385.

L'AMÉLIORATION DE LA VIGNE DANS LES STATIONS DE L'I.N.R.A.

L. LEVADOUX

Station de Recherches de Viticulture,
Centre de Recherches agronomiques du Sud-Ouest, Pont-de-la-Maye (Gironde)

L'unicité du monde vivant ne permet pas de considérer qu'il existe une discipline « amélioration viticole » qui soit profondément différente de l' « amélioration des plantes ».

Ce sont les mêmes techniques et les mêmes méthodes de raisonnement appliquées, certes, à une plante particulière, mais non spéciale, que nous allons retrouver.

Pour marquer ce fait, nous parlerons donc d'*amélioration de la vigne* et non d'amélioration viticole comme on a parfois tendance à le faire inconsciemment.

Les particularités de l'amélioration de la vigne — simples particularités de détail je le répète — trouvent leur fondement d'une part dans la plante elle-même, d'autre part dans les conditions économiques et humaines qui président à sa culture.

Ceci éclairera cela avant de vous tracer les grandes lignes de notre action, je vais très rapidement en évoquer les bases.

I. — LA PLANTE

On se figure avoir tout dit lorsqu'on a écrit ou proclamé que la vigne est une plante ligneuse et pérenne.

Cette constatation est exacte mais incomplète. La vigne est avant tout une liane des forêts. Ce n'est donc ni un arbrisseau frutescent comme les *Ribes,* ni un arbre mineur comme les *Pirus* et les *Malus,* mais une plante qui, naissant dans les sous-bois, se développe rapidement pour atteindre la cime des arbres les plus élevés et dominer à son tour la forêt.

Sa physiologie sera donc particulière et cette plante qui réclame dans la nature un tuteur pour se développer, demandera une culture spéciale ; s'il n'existe pas une amélioration viticole, il existe une *viticulture* qui ne cesse de poser des problèmes nombreux à ses spécialistes.

Parmi les méthodes d'amélioration de la vigne, nous avons toujours intégré l'ampélotechnie, c'est-à-dire l'amélioration culturale. Car, chose curieuse, après six mille ans de culture, on ne sait encore ni bien cultiver la vigne, ni la tailler, ni la labourer, ni la palisser.

Tout un programme de nos stations de viticulture vise à y remédier.

L'Espèce.

Les espèces du genre *Vitis* — ou plutôt celles du sous genre *Euvitis* — ne sont séparées les unes des autres par aucune barrière génétique, ce sont des *ecospecies,* toutes interfertiles, et, dans le fond, très voisines les unes des autres. Leur régime évolutif est exactement le même que celui des arbres des grandes forêts tels : *Quercus, Fraxinus, Acer.*

De telles plantes possèdent selon STEBBINS [1] de très grandes possibilités évolutives. Nous pensons pour notre part qu'elles offrent à l'amélioration des plantes des possibilités encore plus étendues.

Il va sans dire que les travaux d'amélioration qui pourront être conduits, seront d'autant plus fructueux que nous avons à notre disposition un plus grand nombre de formes sauvages.

Il serait souhaitable que des prospections systématiques fussent entreprises là où vivent ces formes sauvages, c'est-à-dire en Amérique du Nord, au Mexique, en Chine et en Indochine.

Mutabilité.

En dehors des possibilités de croisement, l'évolution chez le genre *Vitis* peut emprunter d'autres voies.

Le même STEBBINS a insisté sur le fait que les végétaux séculaires avaient une tendance marquée à utiliser des procédés évolutifs apomictiques. En d'autres termes, la vigne est sujette à de fréquentes mutations. Ce sont elles qui vraisemblablement expliquent l'existence des nombreuses écospécies, elles que nous retrouvons dans les cultivars et qui font de la vigne un matériel de choix pour le sélectionneur.

L'apomixie végétative, propre à la plupart des arbrisseaux frutescents des sous-bois, s'accompagne, nous le savons, d'une extension corrélative des maladies à virus. Pour cette raison encore, la vigne est objet de sélection.

Les cultivars.

Les cultivars ne sont pas foncièrement différents des formes sauvages, beaucoup d'entre eux sont d'ailleurs purement et simplement des formes sauvages introduites telles quelles en culture. Ces cultivars ne posent pas de problème qui leur soit particulier, sauf évidemment celui de les reconnaître, c'est-à-dire de les rassembler, de les décrire, et de les identifier. Cette page de la viticulture s'appelle l'Ampélographie.

II. — LE CADRE HUMAIN

Le cadre botanique nous dicte les moyens, le cadre humain nous propose les buts. L'amélioration de la vigne doit tenir compte, pour le moins en France, du passé et de l'avenir.

Le passé.

Le passé se présente à tous sous la forme de la tradition ; tradition culturale, économique, commerciale et organoleptique. Tout cela est le résultat d'une longue évolution historique qui, en définitive, nous impose les voies que nous devons suivre.

J'ai parlé d'évolution historique, il y a donc eu, et il y aura encore, mouvement. Rien n'est fixe, même en viticulture ; la fixité serait d'ailleurs la négation de tout effort d'amélioration. La tradition c'est quelque chose de beaucoup plus redoutable que l'immobilité, c'est un mouvement si lent qu'il s'ignore et qui, par conséquent, refuse à se laisser guider.

Diversité géographique.

Un aspect bien précis du passé, c'est le *vignoble actuel* dans sa diversité :

Vignobles de cru,
Vignobles de masse,
Vignobles d'intérêt régional,
Vignobles à raisin de table.

[1] STEBBINS (G. L.), Variation and evolution in Plants, N. Y., 1950.

Cette classification de GALTIER [1] ne recouvre peut-être pas tout mais donne une idée satisfaisante de la diversité régionale telle que les hommes l'ont créée.

Ces vignobles peuvent nous paraître monstrueux, difformes, inutiles, force nous est de les accepter et de leur permettre de vivre, de surmonter les crises futures ; force nous est également de travailler dans l'immédiat et par conséquent selon des voies divergentes.

C'est ce qui nous explique la pluralité des Stations et la diversité dans les méthodes utilisées.

L'Avenir.

Le passé nous montre les voies, l'avenir nous indique les buts.

Cet avenir, évidemment nous ne le connaissons pas, mais nous pouvons étudier les éléments qui le forgent :

La viticulture c'est l' « homme malade » de notre siècle ; depuis l'invasion phylloxérique, elle va de crise en crise, sous production, sur-production, sous-consommation.

La législation viticole a tenté à plusieurs reprises de pallier ces crises continuelles. Mais il existe une limite à cette activité législative qui d'autre part est incapable, à elle toute seule, de faire cesser les causes qui engendrent le malaise viticole.

Ces causes sont nombreuses, il nous suffira d'évoquer ici les plus déterminantes :

1° Irrégularité de la production, donc difficulté d'établir une législation modératrice,

2° Abaissement de la qualité, qui conduit à la sous-consommation,

3° Rentabilité insuffisante qui engendre la cherté des produits.

L'irrégularité de la production est due évidemment à des variations climatiques qui entraînent le développement des parasites, la coulure, une sortie variable avec les années.

La rentabilité insuffisante a également les mêmes causes auxquelles viennent s'adjoindre divers motifs secondaires. En particulier la vigne se plie mal à la modernisation.

L'abaissement de la qualité, en grande partie masqué par les progrès réalisés en vinification, est dû au fait que l'on a multiplié des cépages rustiques sans se soucier de leurs qualités viniques.

Les buts que nous nous proposons sont donc faciles à reconnaître :

— régulariser la récolte,

— associer qualité et rusticité.

III. — LES TRAVAUX

C'est donc dans ce cadre que nous imposent la plante, la tradition et l'évolution économique, que viennent s'insérer nos travaux. On y retrouvera facilement l'écho de nos propres préoccupations.

Ampélographie.

Réunir, étudier les cépages en un même lieu, chercher à débrouiller une synonymie compliquée, est évidemment une tâche de peu d'envergure, mais cependant primordiale. Nous nous y sommes attelés dès le début les uns et les autres et il me suffira de rappeler ici les belles études consacrées par HUGLIN [2] aux cépages Alsaciens ainsi que le rassemblement au domaine de Vassal, sous la direction de BRANAS [3] et le contrôle permanent de TRUEL d'une documentation d'une exceptionnelle richesse : collection herbier, mesures, iconographie, pour vous convaincre de l'activité déployée dans ce secteur...

Je n'insisterai pas sur le problème ampélographique lui-même.

(1) GALTIER (G.), Le vignoble du Languedoc et du Roussillon, 3 vol. Montpellier, 1960.

(2) HUGLIN (P.) et JULLIARD (B.), Étude sur la morphologie, la phénologie et la productivité des principaux cépages de *V. vinifera* cultivés en Alsace. *Ann. Amélior. Plantes,* 1, 5-51, 1955.

(3) BRANAS (J.), Laboratoire de Vassal, Origine et travaux, 71 pp., Montpellier, 1959 (Extr. du *Progr agric. Vitic.* 1958-59).

Mesures et données.

Une autre tâche préparatoire et tout aussi utile est celle qui se propose de clarifier la collection des mesures et l'utilisation des données.

Les grandes règles qui président à l'expérimentation agronomique sont, bien entendu, encore valables ici.

La disposition des champs d'essais a fait l'objet d'études récentes de BOUBALS [1] et de RIVES [2] et ne paraît pas soulever de difficultés insurmontables.

L'exploitation du champ d'essai soulève des problèmes d'une toute autre acuité.

La vigne est extrêmement sensible aux variations du milieu, justement parce qu'elle est douée d'une grande adaptabilité phénotypique. La notation sera de ce fait, dans tous les cas, une notation souche par souche ; chacune de ces notations, qu'il s'agisse de poids de vendange, de degré réfractométrique, d'acidité totale, du poids des bois récoltés à la taille, est assez longue et comme il y a de 4 à 6 000 pieds à l'hectare, le facteur temps et le facteur personnel nous interdisent d'étendre, comme il conviendrait, nos expérimentations.

De plus, une systématisation et une standardisation des mesures et surtout des notations à vue paraissent souhaitables.

L'appréciation de la valeur gustative d'un vin, d'un jus de raisin, d'un raisin de table, pose également un problème délicat [3], [4].

L'utilisation des données recueillies dans de semblables conditions est jugée fort intéressante par les statisticiens ; je me garderai bien d'effleurer cette question.

Aucune des données n'est jamais indépendante des autres. La vigueur d'une souche dépend de celle de ses voisines. La richesse saccharine d'un moût, de l'abondance de la récolte, des maladies, des accidents. Les données relatives à une année sont également, en partie, sous la dépendance de la vie de la vigne au cours des années précédentes.

Enfin n'oublions pas qu'un essai viticole est toujours incomplet et les parcelles rarement comparables. En effet, une plantation de vigne comporte toujours un certain nombre de manquants. Les remplacer n'est jamais facile et ne fait le plus souvent qu'accroître l'incertitude, et puis, il y a des cas où les manquants eux-mêmes doivent être pris en considération. Ils peuvent être un des résultats de l'expérience.

Sélection.

La mutabilité et la réceptivité de la vigne aux virus sont encore accentués chez les cultivars pour qui la multiplication végétative est la règle.

A cette hétérogénéité de nature mutationnelle et sanitaire, vient s'ajouter une hétérogénéité originelle. Le cépage, pour des raisons diverses rassemble souvent des individus frères ou fils que la sagesse vigneronne n'a pas su ni voulu distinguer. Même dans les créations récentes nous savons qu'il arrive parfois que les individus cultivés sous un même nom descendent de plusieurs pieds de semis.

Les cultivars de vigne constituent donc un matériel de choix pour le sélectionneur.

La sélection est d'ailleurs une très vieille pratique vigneronne et les viticulteurs de jadis y voyaient le seul moyen de remédier à la « dégénération » des vignes. Abandonnée au moment de l'invasion phylloxérique, la *sélection massale négative* ou *positive* a été reprise depuis 1944 par un organisme de sélection et de contrôle des bois et plants de vigne dont la paternité revient à BRANAS et qui a pratiqué surtout dans les champs de pieds-mères, puis dans les pépinières, une épuration sanitaire et spécifique dont les bons effets se font sentir dès maintenant.

Par suite et dans les travaux en cours à l'I. N. R. A. on a préféré pour des raisons qu'il est inu-

(1) BOUBALS (D.), L'organisation des vignes d'expérimentation. *Progr. agric. vitic*, 148: 31-49, 67-73, 1957.

(2) RIVES (M.), L'expérimentation variétale sur la vigne; essai d'un « mode d'emploi » *Vignes et Vins*, n° 73, 5-10, 1958.

(3) RIVES (M.), Notes sur la méthode de l'échelle hédonique pour mesurer les préférences gustatives. *Ann. Technol. agric.*, t. 8, 101-105, 1959.

(4) HUGLIN (P.) et SCHWARTZ (J.), Essai d'obtention et de dégustation de jus de raisin à partir d'hybrides producteurs. *Ann. Technol. agric.* 9, 53-65, 1960.

tile de vous rappeler, de recourir à un procédé plus scientifique et dont les effets seront plus définitifs : la *sélection clonale.*

De tous les moyens mis à la disposition du sélectionneur pour améliorer la plante Vigne, la sélection clonale apparaît à la fois comme le plus simple, le plus rapide et aussi celui qui est le moins susceptible de rompre la tradition. C'est, par excellence, la méthode amélioratrice des vignobles de cru. Ce qui ne veut pas dire qu'elle ne puisse pas rendre d'éminents services ailleurs.

Simple dans son principe, la sélection clonale de la vigne n'en demande pas moins une grande rigueur d'exécution et pose quelques problèmes de détail dont la solution n'est pas forcément simple et évidente.

Les diverses viroses, groupées sous le nom de dégénérescence infectieuse de la vigne, communes peut-être à diverses plantes des sous-bois, rendent nécessaires une série de mesures de protections sanitaires : indexage, isolement, plantation en sol sain, suppression du greffage, ... qu'il n'est pas toujours facile de réaliser.

On conçoit que la multiplication des bois sélectionnés dans de telles conditions se heurte elle aussi à de nombreuses difficultés. Des essais dans ce sens sont cependant en cours à Colmar où la tradition sélective n'a jamais été interrompue.

Mutagénèse.

La mutabilité accusée de la vigne peut également être mise à profit dans des recherches de mutagénèse.

Ces travaux actuellement accomplis en liaison avec DOMMERGUES et HESLOT, et sur la technique desquels il me paraît inutile de revenir, sont encore trop avancés pour que nous puissions affirmer qu'ils seront certainement couronnés de succès. Ils nous offrent cependant l'éventualité de voir apparaître dans un phénotype, conservé par ailleurs dans son intégrité, un caractère recherché, par exemple une résistance.

C'est une façon de concilier tradition et progrès et d'éliminer l'hétérozygotie qui se manifeste à l'occasion de la reproduction sexuée. Le traitement des boutures réalisé avec succès par BAUER (1) sur *Ribes nigrum* représente donc une manière élégante de lever l'inconnue du travail proprement génétique. Il offre l'avantage de permettre l'exploitation sur une même bouture traitée d'un grand nombre de bourgeons latents. Souhaitons donc qu'un tel procédé s'avère fructueux. De toute façon, on n'avait pas le droit de le négliger.

Les traitements mutagènes, peuvent également intéresser le processus sexuel, mais, dans ce dernier cas, leurs éventuels avantages sont moins marqués et le recours à la vieille technique de l'hybridation paraît plus sûr.

Hybridation.

L'amélioration par voie sexuée est en effet, de toute évidence, la solution d'avenir la plus prometteuse. C'est aussi celle qui réclame au plus haut point des moyens étendus, du temps et un travail d'approche assez long.

Ce qui a le plus manqué au cours des cinquante dernières années à l'amélioration de la vigne par voie sexuée, ce sont des bases scientifiques solides. L'immense travail de croisement exécuté par les hybrideurs n'a engendré, scientifiquement parlant, et aussi, hélas, sur le plan économique, qu'une vaste confusion dont seule une méthode inflexible, celle qui est commune à l'ensemble de la discipline amélioration des plantes, nous permettra de sortir.

Quant aux buts que l'on peut se proposer d'atteindre en exploitant les disjonctions à la suite de croisements, ils sont évidemment variés :

— *obtention de greffons producteurs* mieux adaptés aux conditions culturales et technologiques,
— *obtention de variétés nouvelles de porte-greffes* présentant une aire d'adaptation plus vaste combinée à de meilleures aptitudes multiplicatives, enfin et surtout,
— *obtention de variétés résistantes aux parasites.*

(1) BAUER (R.), The induction of vegetative mutations in *Ribes nigrum*, *Hereditas*, 43, 323-334, 1957.

Les deux premiers objectifs sont des objectifs relativement limités et qui s'intègrent bien dans le particularisme traditionnel du viticulteur.

Le dernier objectif se propose de réunir dans un même individu les qualités viniques ou gustatives des meilleurs cépages français et la résistance aux principaux parasites des vignes américaines. C'est évidemment le but final de toute l'amélioration viticole.

BOUBALS s'y est attaqué depuis quelques années avec courage et méthode. Les Annales ont publié le travail qu'il a consacré à la résistance au *Plasmopara viticola* (1). Depuis cette époque il a étendu ses études à l'*Uncinula necator* et plus récemment encore au phylloxéra. Ces recherches sont conduites selon un schéma que je vais me permettre de vous rappeler :

1° Etude de la distribution de la résistance et de la sensibilité au parasite dans la famille des Vitacées,

2° Etude des causes de la résistance au parasite des Vitacées et de leurs hybrides,

3° Etude des modifications de la réceptivité des Vitacées au parasite,

4° Etude du mode de transmission héréditaire des causes de la résistance,

5° Application des résultats obtenus à l'amélioration de la résistance.

Ainsi, chaque résistance se trouve parfaitement analysée et les divers géniteurs de résistance détectés dans la mesure évidemment où ces géniteurs existent dans nos collections.

La mise en œuvre de l'amélioration par voie sexuée nous a aussi amenés à mettre au point une technique du semis et de l'élevage des jeunes plantes. C'est une chose à laquelle il fallait s'attendre chez un végétal ordinairement multiplié de bouture ou de greffe. Tout ne se réduit pas à des tours de main de jardinier.

Dans le but de raccourcir la période assez longue qui sépare le moment du semis de celui de la mise à fruit en diminuant la durée de la période du repos végétatif, POUGET (2) s'est attaqué il y a quelques années à l'étude de la levée de dormance, ce qui l'a conduit progressivement à s'intéresser à de nombreux problèmes de nature physiologiques, c'est-à-dire à de nombreux problèmes culturaux.

Amélioration culturale.

J'ai indiqué précédemment la part de tout premier plan qu'il convenait de réserver à ce que j'appelle l'amélioration culturale ou ampelotechnique. Il ne semble pas qu'il s'agisse là d'une opinion personnelle si j'en juge par l'important travail poursuivi dans ce sens dans les divers laboratoires de viticulture. Nous avons donc accueilli très favorablement la création d'une Station centrale de physiologie végétale et lié avec elle dès son début des relations qui sont tout à notre profit.

Si tous les problèmes culturaux sont étudiés peu ou prou c'est à l'étude de la taille qu'est actuellement consacré le dispositif expérimental le plus étendu. Des résultats très intéressants ont déjà été obtenus par HUGLIN à Colmar et je vais m'efforcer d'en résumer l'essentiel, renvoyant pour ce qui est déjà publié aux Annales de l'Amélioration des Plantes (3).

Considérant que les travaux de sélection conduisaient inévitablement à un accroissement de la productivité des cépages améliorés, ce qui, entre parenthèses, ne veut pas du tout dire un acroissement de la production du vignoble considéré, mais au contraire, son amélioration qualitative, HUGLIN s'est préoccupé de régulariser cette productivité.

Les préoccupations sélectives et ampélotechniques sont donc étroitement associées dans son travail. Ce qui montre bien que les secondes ne sont que le prolongement des premières.

Il a donc recherché les causes de fluctuation de la productivité qu'il a pu situer en dehors des

(1) BOUBALS (D.), Contribution à l'étude des causes de la résistance des vitacées au mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola*) (B et C.) BERL. et DE T.) et de leur mode de transmission héréditaire. *Ann. Amélior. Plantes*, 9, 5-233, 1959.

(2) POUGET (R.), Détermination des phases de la dormance des bourgeons latents de Vigne *(Vitis vinifera L.)* au cours du cycle végétatif. *C. R. Acad. Sci.*, 251, 1412-1414, 3 oct. 1960, *et* Observations sur la structure des dépôts de callose sur les aires criblées du phloème de la vigne pendant la dormance. *Comm. Soc. Sci. Phys. Nat. Bordeaux*, 2 février 1961.

(3) HUGLIN (P.), Recherche sur les bourgeons de la vigne : Initiation florale et développement végétatif *Ann. Amélior. Plantes* 8, 113-272, 1958.

causes bien connues par ailleurs, d'une part dans la fertilité moyenne des bourgeons laissés à la taille, d'autre part dans le poids moyen des grappes.

Ces travaux ne sont pas encore terminés mais lui ont permis de constater que la relation qualité ~ quantité est différente selon les cépages et qu'on peut atteindre des seuils de production élevés sans préjudice pour la qualité lorsque le milieu est favorable.

Par exemple un *Riesling* qui produit 100 hl/ha titrera 8°9 comme un *Riesling* ne faisant que 50 hl/ha. J'avais trouvé à la Grande Ferrade des résultats à peu prés identiques, bien que moins spectaculaires, pour le *Sauvignon* (1).

Incidence.

Ainsi les travaux poursuivis à Colmar, à Montpellier et à Bordeaux tout en se complétant et en se recoupant dans leur diversité, se proposent de fournir à la viticulture un matériel végétal et une technique culturale permettant une récolte

plus constante,
qualitativement supérieure,
et plus rentable.

Est-il possible, comme on nous le demande parfois, de chiffrer les résultats obtenus ? La chose me paraît assez délicate.

HUGLIN admet que le remplacement de *Gewurz traminer* tout venant par les deux meilleurs clones retenus par la Station de Colmar donnerait une plus value de récolte de 100 à 200 000 anciens francs par hectare. La chose est possible au début, mais très rapidement la diminution du prix de revient de l'hl de vin retentira pour partie sur l'exploitant, mais pour partie aussi sur le consommateur ou plus exactement sur l'utilisateur car le commerce de gros et de détail sauront assurément y trouver leur compte.

Il en sera évidemment de même pour toutes les autres réalisations faites ou à faire. De toutes façons, la viticulture y trouvera un appui certain qui lui permettra de traverser avec plus de sérénité les obstacles sérieux qu'elle ne manquera pas de rencontrer sur sa route au cours des années à venir.

Relations avec l'extérieur.

Et cela les viticulteurs le savent bien. La confiance dont ils nous honorent, la foi qu'ils placent dans des recherches qui à plusieurs reprises déjà ont sauvé le vignoble, sont pour nous tous un précieux réconfort.

Depuis toujours, la recherche viticole a pratiquement présidé à la vulgarisation et à l'expérimentation sur le plan local.

Et nous espérons que la S. A. R. V. viendra nous prêter main-forte dans un domaine qui retient une grande partie de nos efforts. Pendant longtemps encore des contacts humains seront cependant nécessaires entre la recherche et la pratique. On n'oubliera pas ici que la vigne est une plante pérenne et qu'il faut bien connaître un homme, avoir sa confiance et avoir confiance en lui avant de lui confier une expérimentation même si celle-ci doit être entièrement réalisée par nos soins.

Reçu pour publication en avril 1961

(1) LEVADOUX (L.), Prospection des vignes de Sauvignon en Bordelais, *Bull Inst. Natl. Appellations d'Origine*, 49, 6-25, 1954.

N. B. Le présent exposé résulte de l'exploitation des documents qui m'ont été obligeamment communiqués par mes collègues et des travaux de mes propres collaborateurs. Ma tâche a donc été purement rédactionnelle, je m'excuse des omissions nombreuses, il m'a fallu émonder, et je m'excuse d'avoir si mal exposé ce qu'ils réalisent si bien et avec tant d'amour.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (3), 387-395.

LE CATALOGUE DES ESPÈCES FOURRAGÈRES APRÈS LA PARUTION DU DÉCRET DU 22 JANVIER 1960

J. REBISCHUNG

Le décret du 22 janvier 1960 prenant le relais de celui du 16 novembre 1932 modifie légèrement la notion de Catalogue officiel comportant la liste des variétés ou types variétaux dont les semences peuvent être commercialisées en France ou produites dans notre pays en vue de l'exportation.

Une série d'arrêtés pris sous le visa du décret de 1932 avait instauré au Catalogue des Sections Luzerne, Trèfle Violet, Vesce commune, Pois fourrager, Féverole et Graminées (7 espèces). L'existence de ces sections est confirmée.

I. — LES LISTES PROVISOIRES.

Les variétés commercialisables en France, figurant sur la dernière liste parue au Journal Officiel du 2 avril 1959, auxquelles s'ajoutent celles qui ont reçu un avis favorable à leur inscription le 27 février 1960, sont maintenues à une rubrique provisoire du nouveau Catalogue, pour une période limitée (arrêté paru au Journal Officiel du 6 août 1960) :

Pour les Légumineuses :

les variétés sont maintenues jusqu'en 1965,

les populations naturelles jusqu'en 1970.

Pour les Graminées :

jusqu'en 1967.

Celles qui avaient été inscrites sur ce que l'on appelait la liste B, en application de l'arrêté du 13 août 1956, et dont les semences peuvent être produites en France pour être réexportées, sont également maintenues à une rubrique spéciale provisoire pour une période se terminant au plus tard 10 ans après leur date de première homologation.

II. — LA RÉVISION PÉRIODIQUE DES LISTES.

Avant que l'inscription d'une variété n'arrive à échéance, l'obtenteur ou son représentant accrédité devra déposer une demande de renouvellement d'inscription. La Section « Plantes Fourragères » du Comité technique permanent de la Sélection décidera, compte tenu :

— de l'intérêt général que présente cette variété,

— de l'extension qu'elle a prise en culture,

— de l'importance des multiplications en cours,

si elle est automatiquement réinscrite pour une période de 5 ans ou si elle doit être soumise à une nouvelle série d'examens analogues à ceux que subissent toutes les nouveautés, préalablement à leur inscription.

Dans le cas particulier des espèces plurianuelles, la clause d'inscription temporaire de 10 ans suivie d'un renouvellement tous les 5 ans posait quelques problèmes pratiques assez délicats. On ne peut en effet imaginer que le retrait d'une variété hors du circuit commercial se réalise en une seule année, car les cultures porte-graines font en général l'objet de contrats établis pour plusieurs récoltes. La Section a donc admis, sans déroger à la règle énoncée dans l'article 3 du décret, qu'une variété dont la remise en essai est envisagée pourrait être commercialisée « en sursis » durant les 5 années suivant cette décision ; l'obtenteur, averti des résultats expérimentaux acquis 3 ans après la mise en route des essais, disposerait encore de 2 années pour restreindre puis annuler la production de semences de sa variété, si la prorogation d'inscription de cette dernière n'est pas proposée.

III. — LES RÈGLEMENTS TECHNIQUES D'EXAMEN DES NOUVEAUTÉS.

L'article 2 du décret du 22 janvier 1960, en partie repris dans l'article 3 de l'arrêté du 23 septembre 1960, précise que le Comité Technique Permanent de la Sélection est chargé de « proposer au Ministre de l'Agriculture, pour chaque espèce de plante cultivée, les conditions et modalités suivant lesquelles les variétés présentées pour inscription au Catalogue doivent être expérimentées ».

Jusqu'à présent, les protocoles d'essais n'avaient été élaborés ou discutés qu'au sein de l'Institut National de la Recherche Agronomique et du Groupe de travail sur les Plantes Fourragères constitué en 1960. Les projets de règlement technique pour l'examen des variétés appartenant aux différentes espèces ont été étudiés par une Commission spécialisée, désignée par la Section, puis acceptés par elle lors de sa réunion du 10 février 1961.

En règle générale, ils comportent deux parties :

1° La première définit la méthode d'analyse des caractères morphologiques et physiologiques permettant l'identification des nouveautés ; la liste des propriétés examinées plus particulièrement est donnée dans les questionnaires à remplir lors du dépôt de la demande. Lorsqu'il s'agit d'une espèce autogame (Pois, Vesce commune), les observations portent sur des lignées fournies par l'obtenteur et sur un échantillon prélevé dans les lots de semences destinées à l'établissement des essais. Dans le cas d'une espèce allogame, ces observations doivent être réalisées au moins sur des échantillons appartenant aux deux dernières générations prévues dans le schéma de multiplication proposé par l'obtenteur : en effet, les règles de fonctionnement de la Commission Officielle de Contrôle prévoient un pré-contrôle (identification de la génération obtenue à partir des *semences de base*) et un post-contrôle (identification de la génération utilisée pour la production de fourrage sur les plantes obtenues à partir des *semences certifiées*). Ces études sont réalisées pour des nouveautés destinées à être commercialisées ou multipliées en France.

2° La seconde partie des règlements techniques décrit les modalités d'expérimentation appliquées pour l'étude de la valeur agronomique des variétés qui doivent être commercialisées en France.

a) *Pour l'ensemble des Légumineuses*, les essais sont entrepris en même temps que les études définies précédemment. On y mesure les rendements en matière verte, matière sèche et la qualité du fourrage produit lorsque l'on applique un système d'exploitation de type « Fauche », en général. (Coupes effectuées au début de la floraison pour les Trèfles violets et Luzernes, ou lorsque les premières gousses ont terminé leur gonflement, pour les Vesces et Pois fourrager). On se base sur les performances enregistrées au cours de 2 années de pleine récolte au moins et dans divers milieux.

Des variétés « de référence » ont été retenues, en tenant compte de l'ensemble des résultats connus depuis 1950 ou 1954, selon qu'il s'agit de luzerne ou des autres espèces : il s'agit des variétés ou populations naturelles suivantes :

Luzerne : *du Puits* et *Flamande*.
Trèfle violet : *Sépia*, *Flamand* et *Goliath*.
Pois fourrager : *Norsup*, *Média*, *Crista*.
Vesce commune d'hiver : *Septimane*, *Myrto*.
Vesce commune de printemps : *Presta*, *Sylphie*, *Nidia*.

La valeur agronomique des nouveautés de Féverole est estimée après détermination de leur rendement en graines, par comparaison avec les témoins suivants :

Type d'hiver : *Côte d'Or*.

Type printemps : *Strube, Columba*.

Rappelons que, depuis 1957, certaines variétés de Pois fourragers douées d'une bonne productivité en graines peuvent être inscrites à une rubrique particulière, si elles réalisent des performances comparables ou supérieures à celles de *Norsup*.

Signalons enfin, pour en terminer avec ce qui intéresse les Légumineuses, que l'ouverture d'une liste des variétés de Luzerne utilisables pour l'établissement de prairies pâturées est envisagée. Les modalités d'examen des nouveautés proposées pour une telle utilisation sont définies dans leurs grande lignes. Elles comportent :

— des essais établis en culture pure ou en association avec une variété de Dactyle ou de Fétuque élevée de précocité appropriée,

— l'exploitation de la première pousse au stade « début floraison » de la luzerne, suivie de trois ou quatre pâtures effectives ;

— la durée des essais est de trois ans au moins y compris l'année du semis ;

— les types de référence sont *Puits* et *Poitou*.

b) *Les Graminées*. — L'expérience acquise entre 1957 et 1959, pour ce qui intéresse les Graminées, nous a amené à réaliser l'étude de la valeur des nouveautés en deux temps :

— analyse en pépinières,

— mise en essais de rendement exploités en fauche, en coupes fréquentes et pâture réelle.

Il s'agit en effet d'acquérir, avant l'établissement d'essais de rendement, une série de données plus précises que les renseignements fournis par les obtenteurs, surtout en ce qui concerne la précocité des nouveautés, afin que l'on mette en comparaison ultérieurement des types ayant des rythmes de développement à peu près identiques.

La possibilité de rejeter un certain nombre de variétés après le premier cycle d'études est envisagée. Si l'on remarque en effet que telle nouveauté présente une variabilité trop importante, une sensibilité trop accusée aux principaux parasites ou aux accidents climatiques comparativement à un type figurant déjà sur la liste provisoire ou choisi d'après ses performances antérieures comme variété de référence, il n'est pas utile de poursuivre l'expérimentation à son sujet.

En effet le Catalogue n'est pas seulement destiné à enregistrer la parution d'une nouveauté sur le marché. Le Comité Technique Permanent de la Sélection, en proposant au Ministre de l'Agriculture l'inscription d'une variété, se porte garant, au vu des résultats d'essais préliminaires, de ce que l'utilisation de cette nouveauté peut amener une amélioration de la production.

Les essais de rendement établis par la suite, pour deux années pleines de récolte au moins, doivent être soumis à divers modes d'exploitation et l'on doit tenir compte des performances enregistrées dans ces différents cas : en effet, il n'y a pas toujours de relation systématique entre les aptitudes à produire en régime de fauche et après une exploitation plus sévère. Comme dans la majorité des cas, l'utilisateur de semences fourragères traite ses prairies de façon peu systématique, il est nécessaire de prendre à son profit une bonne assurance quant à la « souplesse » du matériel végétal qui lui sera proposé.

Reçu pour publication en mai 1961.

ANNEXE

LISTE DES VARIÉTÉS ET POPULATIONS INSCRITES A LA RUBRIQUE PROVISOIRE DU CATALOGUE

Luzerne

Variétés et Populations naturelles commercialisables en France.

Variétés (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1965) :

	Obtenteur
	—
Cardinal	Tourneur
Émeraude	Lecureur
Étoile du Nord	Groupement des Maisons de Sélection du Nord
Europe (F D.A-10)	Desprez
FD. 100	—
Gamma	Vilmorin
Omega	—
Orchésienne	Bonte
Du Puits	Tourneur

Populations naturelles (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1970) :

Luzerne Flamande (commercialisée sous diverses marques commerciales ou non).
— Marais de Luçon.
— Marais de Challans.
— du Poitou.
— de Provence.

Variétés et Populations naturelles qui peuvent être multipliées en France.

	Pays d'origine	Date limite d'inscription à la rubrique spéciale provisoire
Luzerne de Franconie	Allemagne	1967
Jokioinen	Finlande	1968
Glacier	France	1970
F. 34	France	1971

Trèfle violet.

Variétés et populations naturelles commercialisables en France.

Variétés (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1965) :

	Obtenteur
	—
Crop	Vilmorin
Goliath	I. N. R. A.
Kuhn	Kuhn (Pays-Bas)
Sépia	Tourneur

Population naturelle (inscrite en rubrique provisoire jusqu'en 1970 :
Trèfle violet Flamand.

Variétés et populations naturelles qui peuvent être multipliées en France.

	Pays d'origine	Date limite d'inscription à la rubrique spéciale provisoire
Trèfles violets allemands (groupe) :	—	—
Hege's Hohenheimer	Allemagne	1966
Lembke	—	—
Niederrhein	—	—
Steinacher	—	—
Ostsaat-Treu	—	1967
Oberhaunstädter	—	1971
Odenwalder	—	1971
Mattenklee (Groupe)	Suisse	1971
Oudenaardse	Belgique	1967
Tammisto	Finlande	1968
TF. 45	France	1971
Trifolium IV	Danemark	1971
Violetta	Belgique	1970

Pois fourragers.

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1965 (il s'agit uniquement de variétés de printemps)).

Variétés destinées à la production de fourrage vert :

	Obtenteur
	—
Brio	Institut de Svalöf (Suède)
Crista	Blondeau
Hero	Institut de Svalöf (Suède)
Média	Blondeau
Moyencourt	Cl. Benoist
Norda	Blondeau
Norsup	—
Parvus	Weibull (Suède)
Remo	Lafite

Variétés utilisables pour la production de graines :

Brio	Institut de Svalöf (Suède)
Gali	Blondeau
Moyencourt	Cl. Benoist
Norda	Blondeau
Norsup	—
Parvus	Weibull (Suède)

Vesces communes.

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1965).

Variétés de printemps :

	Obtenteur
	—
Blanchefleur	I. N. R. A.
Nidia	Blondeau
Occitane	I. N. R. A.
Presta	Blondeau
Supra	Nordsaat (Allemagne)
Sylphie	Blondeau
Tarda	—
Vedoc	Clause

Variétés d'hiver :

Claudia bleue	Clause
Myrto	I. N. R. A.
Septimane	I. N. R. A.

Variété alternative :

Blanchegraine	I. N. R. A.

Féveroles.

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1965).

	Obtenteur
Variétés de printemps à petit grain :	—
Ascott	Blondeau
Columba	—
Niki	ZAP (Pays-Bas)
Primus	Institut de Svalöf (Suède)
Variété de printemps à gros grain :	
Strube	Strube (Allemagne)

Populations naturelles commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1970).

Type d'hiver :
Féverole de la Côte-d'Or.

Type de printemps à petit grain :
Féverole d'Afrique du Nord.
— de Lorraine.

Type de printemps à gros grain :
Féverole de Picardie.

Dactyle (*Dactylis glomerata* L.)

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1967) (classées par groupe de précocité).

	Obtenteur
Variétés très précoces :	—
Aries	Vilmorin
Montpellier	I. N. R. A.
Variété précoce :	
Germinal	I. N. R. A.
Variété demi-précoce :	
Floréal	I. N. R. A.
Variétés intermédiaires :	
Trifolium II	AS. Trifolium (Danemark)
Pajbjerg II	Pajbjerg (Danemark)
Trifolium A II	AS. Trifolium (Danemark)
Roskilde II	DLF. (Danemark)
Lemba	Rvp. Melle (Belgique)
C. B.	Centraal Bureau (Pays-Bas)
Variétés demi-tardives et tardives :	
Late Roskilde II	DLF. (Danemark)
Pajbjerg Milka II	Pajbjerg (Danemark)
Trifolium 01631	AS. Trifolium (Danemark)
Trifolium 06516	—
Taurus	Vilmorin
S. 37	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
S. 26	—
S. 143	—
Prairial	I. N. R. A.
Chantemille	Peronnin
Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
Mommersteeg	Mommersteeg (Pays-Bas)

Variétés qui peuvent être multipliées en France.

	Pays d'origine	Date limite d'inscription en rubrique spéciale provisoire
	—	—
Holstenkamp	Allemagne	1970

FÉTUQUE ÉLEVÉE (*Festuca arundinacea* SCHREB.).

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1967) (classées par ordre de précocité).

	Obtenteur
Manade	Vilmorin
S. 170	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
Kentucky 31	U. S. D. A. (U. S. A.)

FÉTUQUE DES PRÉS (*Festuca pratensis* HUDS.).

	Obtenteur
Variétés précoces:	
Naïade	I. N. R. A.
Hooitype C. B.	Centraal Bureau (Pays-Bas)
Sildig-Øtofte II	DLF. (Danemark)
Trifolium II	AS. Trifolium (Danemark)
Daphné (Clause 71-1)	Clause
S. 215	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
Pajbjerg II	Pajbjerg (Danemark)
Rvp. Melle	Rvp. (Belgique)
Mommersteeg-Fauche	Mommersteeg (Pays-Bas)
Variétés demi-précoces:	
Weidetype CB.	C. B. (Pays-Bas)
Weidetype Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
Sequana	Vilmorin
Mommersteeg Prairie Permanente	Mommersteeg (Pays-Bas)
Variété tardive:	
S. 53	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)

FLÉOLE (*Phleum pratense* L.).

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1967) (classées par groupe de précocité).

	Obtenteur
Variétés précoces:	
Pajbjerg III	Pajbjerg (Danemark)
Hooitype Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
Trifolium 06026	AS. Trifolium (Danemark)
Otofte A III	DLF. (Danemark)
Erecta (Melle fauche)	Rvp. (Belgique)
Maintenon	I. N. R. A.
Climax (1)	(Canada)
Variétés demi-précoces:	
C. B.	Centraal Bureau (Pays-Bas)
S. 51	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
Pecora	Vilmorin
Variétés demi-tardives:	
S. 48	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
Heidemij	Van der Have (Pays-Bas)
Variété tardive:	
Melle Pâture (2)	Rvp. (Belgique)

N.-B. — (1) *Climax* a remplacé *Medon,* figurant sur l'arrêté du 2 avril 1959, cette dernière n'étant plus multipliée au Canada. (2) *Melle Pâture* n'est plus multipliée en Belgique.

Ray-grass anglais (*Lolium perenne* L.).

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1967) (classées par groupe de précocité).

	Obtenteur
Variétés précoces :	
Précoce Otofte III	DLF. (Danemark)
Primevère	I. N. R. A.
S. 24	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
Raidor (Clause 5-2)	Clause
Trifolium 06096	AS. Trifolium (Danemark)
Verna III	Pajbjerg (Danemark)
Variétés demi-précoces :	
Hooiberg	van der Have (Pays-Bas)
Vroeghooitype Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
Rvp Melle Fauche	Rvp. (Belgique)
Variétés intermédiaires :	
Otofte Dux III	DLF. (Danemark)
Hunsballe III	A. S. Hunsballe (Danemark)
Lenta III	Pajbjerg (Danemark)
Trifolium Viktoria III	AS. Trifolium (Danemark)
E. F. Trifolium III	AS. Trifolium (Danemark)
Brabantia	van Engelen (Pays-Bas)
Variétés demi-tardives :	
Hooitype CB.	Centraal Bureau (Pays-Bas)
Hooitype Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
S. 101	Welsh Plant Breed. Station (Angl.)
Mommersteeg Fauche	Mommersteeg (Pays-Bas)
Bocage	Vilmorin
Trianon	I. N. R. A.
Heraf	van der Have (Pays-Bas)
Real (Clause 2-3)	Clause
Variétés tardives :	
S. 23	Welsh Plant Breed. Station (Angl.)
Combi	van Engelen (Pays-Bas)
Mommersteeg Prairie permanente	Mommersteeg (Pays-Bas)
Weidetype CB	Centraal Bureau (Pays-Bas)
Pelo	van der Have (Pays-Bas)
Weidetype Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
Variété très tardive :	
Rvp Melle Pâture	Rvp. (Belgique)

Variétés qui peuvent être multipliées en France

	Pays d'origine	Date limite d'inscription à la rubrique spéciale provisoire.
Odenwalder	Allemagne	1971

Ray-grass hybride (*Lolium hybridum* Hausskn.).

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1967).

	Obtenteur
H¹ short rotation [1]	Grassland Division (Nouvelle-Zélande)
Io	I. N. R. A.
Regrid (Clause 3-6)	Clause

N. B. — [1] *H¹ long rotation* figurant sur la liste parue au Journal Officiel du 2 avril 1959 ne sera disponible qu'à partir de 1963 au plus tôt. Les essais établis en 1957 l'ont été à l'aide de *H¹ short rotation*.

RAY-GRASS D'ITALIE (*Lolium italicum* A. Br.).

Variétés commercialisables en France (inscrites en rubrique provisoire jusqu'en 1967).

Type Italien :	Obtenteur
CB.	Centraal Bureau (Pays-Bas)
Fat	Vilmorin
Itaque	Clause
Mommersteeg	Mommersteeg (Pays-Bas)
Rina	I. N. R. A.
Rita	I. N. R. A.
Rvp Melle	Rvp. (Belgique)
S. 22	Welsh Plant Breeding Station (Angl.)
Type Westerwold :	
Million	van der Have (Pays-Bas)
W. Barenza	Barenbrugh (Pays-Bas)
W. C. B.	Centraal Bureau (Pays-Bas)
W. Mommersteeg	Mommersteeg (Pays-Bas)

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (3), 397-398.

CHRONIQUE DES LIVRES

SYMON D. E. — A BIBLIOGRAPHY OF SUBTERRANEAN CLOVER TOGETHER WITH A DESCRIPTIVE INTRODUCTION. (Bibliographie sur le Trèfle souterrain, accompagnée d'une introduction descriptive). Mimeo. Publ. n° 1/1961. Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops, Hurley, Berks.

L'auteur, membre de l'Université d'Adélaïde, cite les références des publications parues de 1950 à 1960, traitant du Trèfle souterrain (environ 1 100). Ces références sont présentées en 5 chapitres :

I. Partie principale où les ouvrages ou articles importants sont répertoriés (ordre alphabétique de noms d'auteur),

II. Articles de vulgarisation parus entre 1 900 et 1924 (en majorité d'origine australienne),

III. Références pré-Linéennes,

IV. Articles intéressants répertoriés par sujet ; sous chaque tête de chapitre, références des auteurs données par ordre alphabétique et année,

V. Publications récentes de 1959 à mi-1960.

En 13 pages de texte, l'auteur résume rapidement les principales connaissances extraites des publications répertoriées, se rapportant aux sujets suivants :

— Caractères botaniques,
— Premières citations dans le monde,
— Développement en Australie,
— Développement dans certains pays du monde,
— Distribution actuelle en Australie,
— Caractères agronomiques,
— Nutrition minérale,
— Production de semences,
— Amélioration et génétique,
— Physiologie générale,
— Toxicité,
— Ravageurs et maladies.

J. REBISCHUNG.

HUTCHINSON J. — THE APPLICATION OF GENETICS TO COTTON IMPROVEMENT. Cambridge University Press, 1959.

La critique que l'on peut faire à ce livre concerne essentiellement son titre. Il n'y aurait que des éloges à faire à son auteur, eut-il remplacé le titre courant. « Genetics and cotton Improvement » par : « Cotton Improvement and Genetics ». L'histoire des recherches botaniques et des travaux de sélection qui ont accompagné, et, dans une large mesure, permis la modernisation de la culture du Coton, fournit des exemples remarquables de la marche de la domestication, laquelle est à la Génétique évolutive ce que les premiers laboratoires drosophiliens furent au mendélisme — ou presque.

Certains de ces exemples nous amènent à revoir nos conceptions. A vrai dire, la « loi » des variations parallèles de VAVILOV nous paraissait peu satisfaisante : puisque les espèces sont différentes, c'est bien que les populations s'arrêtent, à un moment ou à un autre, d'évoluer parallèlement, et les parallèlismes constatés ne traduisent guère que la parenté qui existe entre les divers organismes vivants. Les transformations du coton, au cours de sa domestication, ont amené la prédominance de caractères que rien, dans l'étude des espèces sauvages, ne laisse prévoir. C'est ainsi que l'extension des besoins a amené l'utilisation de formes capables de fructifier sous des latitudes autres que tropicales ; ainsi se sont implantés les types annuels, cultivés en été dans les régions à hiver froid et pour

lesquels les gelées ne sont pas à craindre ; de tels types ne font manifestement pas partie du patrimoine génétique des ancêtres spontanés des cotonniers cultivés. « La nature des modifications possibles de l'espèce est déterminée par la nature des forces de sélection qu'elle subit et non par ses potentialités génétiques particulières ». En fait, admettre l'inverse, se serait admettre que c'est au niveau de ces particularités que cesse le parallélisme, sans en préciser la raison : le problème ne serait que déplacé.

Nous nous trompions, sans doute, lorsque nous pensions que la mutation, origine de toute variabilité, n'avait joué un rôle important que le long des âges géologiques. L'histoire des plantes cultivées n'a duré que quelques dizaines de milliers d'années, au plus. C'est peu, semble-t-il, pour que des gènes vraiment nouveaux s'installent dans un milieu génotypique qui leur est presque toujours, au début, hostile, et y acquièrent une fréquence notable. Mais FISCHER a montré qu'un gène, même s'il est désavantagé, peut subsister dans une population en expansion, et on nous fait remarquer que le nombre de pieds de Coton en Uganda a augmenté de près de 600 fois en 30 ans, ce qui donne à l'effet en question, toutes réserves faites, des chances importantes de se produire.

En d'autres cas, le Coton confirme pour nous des notions acquises, mais souvent perdues de vue, telle que l'importance du milieu de travail pour les résultats de la sélection. C'est un milieu particulièrement favorable au dépérissement bactérien (le Soudan septentrional), qui a permis à KNIGHT d'obtenir des formes hautement résistantes — et, en même temps, de disséquer avec bonheur le déterminisme génique de cette résistance.

C'est une confirmation du même genre que nous apporte l'étude de la variabilité géographique. Il est vrai que l'auteur reconsidère, à cette occasion, l' « effet VAVILOV », c'est-à-dire la diminution de la variabilité avec l'éloignement du centre d'origine. Cet effet ne s'observerait que pour les plantes autogames — ou même se superposerait à l'évolution vers l'autogamie. Il n'y a rien là, en vérité d'invraisemblable. Toutefois, il paraît difficile de distinguer entre ce que HUTCHINSON appelle la varia, bilité périphérique et les centres secondaires de diversification des généticiens soviétiques, à moins de prendre à la lettre les premières publications de ceux-ci et de considérer que leurs centres primaires sont aussi des centres d'origine, contenant non seulement la variabilité maximum, mais toute la variabilité, ce qui ne serait plus justifié, après plus de 30 ans — si cela l'a jamais été. En fait, VAVILOV et ses collaborateurs ont institué une méthode de recherche et d'interprétation plutôt qu'une doctrine et rien, dans leur façon de penser, ne paraît vraiment incompatible avec la passionnante histoire du coton, telle qu'elle nous est racontée ici.

Quant à l'importance de ces notions, nouvelles ou anciennes, rectifiées ou confirmées, pour le travail d'amélioration, il faut bien avouer qu'elle continue à nous échapper, en ce sens que les conclusions scientifiques qui nous sont apportées doivent manifestement beaucoup plus à ce travail qu'il ne leur doit. Il est vrai que la politique décrite en matière d'amélioration variétale continue et de production de semences fait une large part à l'idée du maintien d'une hétérozygotie suffisante dans le matériel de départ ; mais il se trouve que les bases génétiques de cette règle de conduite ne paraissent pas être abordées, et l'hétérozygotie nous est présentée comme douée d'une « vertu améliorante » sur laquelle nous aimerions être davantage renseignés. Accessoirement, puisque les deux espèces cultivées allotétraploïdes s'hybrident en donnant des produits vigoureux, mais sans se confondre, on peut se demander comment il se fait que cette situation, particulièrement favorable, semble-t-il, n'ait pas été exploitée, ou que, du moins, son exploitation n'ait pas été envisagée.

La lecture de ce petit livre, écrit par un chercheur qui s'intitule « a practical man », est un véritable plaisir pour le spécialiste de l'amélioration des plantes ; il est vrai qu'il n'y est pas question de mutations provoquées. non plus que de races physiologiques de champignons pathogènes, mais ceci tend à devenir une forme de l'originalité d'esprit ; en tout état de cause, l'enthousiasme convaincant avec lequel l'auteur aborde les autres sujets nous console aisément de ces lacunes.

G. VALDEYRON

Le Directeur Gérant : M. L. CAGNAC.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 18-10-1961.

Dépôt légal : 4e trimestre 1961. N° d'impression : 977.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11** (4), 401-500

Vol. 11 - 1961 - n°4

ÉTUDE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES VITACÉES A L'OIDIUM DE LA VIGNE — *Uncinula necator* (Schw.) Burr. — ET DE LEUR MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE.

8

D. BOUBALS

Station de Recherches viticoles, Centre de Recherches agronomiques du Midi,
Ecole nationale d'Agriculture, Montpellier.

SOMMAIRE

Ce travail comporte :

— Une description du processus général de l'infection de la vigne par *Uncinula necator* et des indications sur l'influence des conditions de milieu sur le déroulement de cette infection ;
— Une statistique de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium dans la famille des Vitacées en général et plus particulièrement dans le genre *Vitis* pour lequel le comportement des espèces, de leurs variétés et des hybrides interspécifiques vinifères et porte-greffes a été particulièrement étudié ;
— Les résultats de recherches faites dans le but de savoir si la résistance à l'oïdium (*Uncinula necator*) et la résistance au mildiou (*Plasmopara viticola*) sont liées ;
— Un essai de détermination des causes de la résistance des Vitacées à l'oïdium ;
— L'étude du mode de transmission héréditaire de la résistance à l'oïdium dans le cadre du genre *Vitis*.

Les résultats obtenus au cours de ces recherches fournissent les bases nécessaires à une pratique rationnelle de l'amélioration de la résistance à l'oïdium des vignes cultivées.

vol. 11. 1964. n° 4

PLAN DU MÉMOIRE

INTRODUCTION.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA RÉSISTANCE DES ESPÈCES DE VITACÉES ET DE LEURS HYBRIDES A *Uncinula necator*.

CHAPITRE PREMIER

LE GENRE *Uncinula* LEV. ET L'ESPÈCE *necator* (SCHW.) BURR.

CHAPITRE II

L'INFECTION DES VITACÉES PAR *Uncinula necator*.

I. — Le processus général d'infection.

II. — Influence des conditions de milieu sur l'infection.

A. — Influence des conditions de milieu sur la contamination et l'inoculation.

B. — Influence des conditions de milieu sur la durée de la période stérile et sur l'émission de conidiophores.

C. — Conclusion.

CHAPITRE III

TECHNIQUES.

I. — Contamination et inoculation des plantes.

A. — Infections de plein champ.

B. — Infections contrôlées de feuilles.

C. — Infection des tissus de vigne cultivés in vitro.

II. — Techniques de mise en évidence du champignon.

CHAPITRE IV

STATISTIQUE DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ A *Uncinula necator* DANS LE CADRE DES VITACÉES.

I. — Mise au point de plusieurs échelles de notation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium

A. — Définition de l'immunité, de la résistance et de la sensibilité.

B. — Échelles de notation de la résistance et de la sensibilité à *U. necator*.

II. — Résultats des notations de la résistance et de la sensibilité à *U. necator*.

A. — Angiospermes divers.

B. — Vitacées.

III. — Conclusions découlant de la statistique de la résistance et de la sensibilité dans le cadre des Vitacées.

CHAPITRE V

ÉTUDE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ DES VITACÉES A *Uncinula necator*.

I. — Cause de la résistance à la pénétration des suçoirs de *U. necator* dans les cellules des Vitacées,

II. — Causes de la résistance à l'expansion de *U. necator* sur les organes des Vitacées.

A. — Étude de la manifestation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium dans diverses conditions.

B. — Hypothèses sur la nature des causes de la résistance des Vitacées à l'oïdium.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES VITACÉES A *Uncinula necator*.

INTRODUCTION.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES RÉSULTATS D'INOCULATION DE DESCENDANCES ISSUES DE CROISEMENTS ET D'AUTOFÉCONDATIONS.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

I. — INTRODUCTION

Dans la plupart des pays du monde la culture de la vigne nécessite une lutte continuelle contre des champignons parasites. Parmi ceux-ci, les deux champignons les plus importants, par suite des dégâts qu'ils causent ou qu'ils sont susceptibles de causer, sont *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T. qui provoque la maladie appelée *mildiou* et *Uncinula necator* (Schw.) Burr. qui provoque l'*oïdium*.

Dans certaines contrées, le mildiou ne constitue pas un danger pour la récolte par suite de la faiblesse de la pluviométrie durant la période de croissance ; dans ces régions on peut alors se passer de faire des traitements sur la vigne. Par contre on peut dire que l'intervention de l'oïdium est générale dans les vignobles du monde, ce qui oblige à faire partout des traitements tous les ans.

On sait qu'en viticulture on a surtout fait appel à des traitements par des fongicides pour lutter contre ces maladies. Le recours à la création de plantes résistantes et à leur culture, à la place des variétés de l'espèce européenne très sensible *V. vinifera*, a été souvent considéré comme un pis aller car la qualité des produits fournis par les hybrides issus du croisement entre les vignes américaines résistantes et *V. vinifera* n'a pas été jugée entièrement satisfaisante par tout le monde. Néanmoins, certains hybrides producteurs, obtenus en France par des sélectionneurs privés et qui ne nécessitent pas de traitements contre le mildiou et l'oïdium ou n'en nécessitent que très peu, sont plantés sur une superficie non négligeable parce que ceux qui les cultivent considèrent qu'ils permettent de diminuer le prix de revient des produits de la vigne.

Après avoir ignoré longtemps la défense génétique de la vigne, les organismes de recherche officiels de plusieurs pays ont abordé l'étude du problème de la transmission héréditaire de la résistance aux maladies cryptogamiques et tenté de créer des variétés résistantes et à bonnes qualités uvifères et vinifères.

Depuis 1953 nous avons nous-mêmes effectué des études sur les causes de la résistance à *Plasmopara viticola*, sur le mode de transmission héréditaire de ces causes (D. Boubals, 1959), et sur la sélection de variétés résistantes au mildiou (D. Boubals, 1956).

C'est parce que nous pensons à l'occasion de ces recherches avoir mis au point une méthode d'étude des problèmes de ce type, et parce qu'au cours de ces travaux de sélection pour la résistance au mildiou nous avons rencontré des cas où des plantes résistantes à *Plasmopara viticola* ne sont pas toujours résistantes à *Uncinula necator*, que nous avons décidé de déterminer par une étude précise les causes de résistance des Vitacées à l'Oïdium et le mode de transmission héréditaire de ces causes.

Au cours de ces recherches, notre but a été d'acquérir de nouvelles connaissances qui permettront de pratiquer rationnellement la sélection de plantes résistantes à l'oïdium en même temps que la sélection de plantes résistantes au mildiou.

* * *

Dans la bibliographie on ne connaît aucun travail se rapportant à l'étude des causes de la résistance des vignes à l'oïdium, pas plus qu'à l'étude du mode de transmission héréditaire de cette résistance.

Seules ont été faites des recherches concernant la biologie du parasite et son mode de traitement. Donc nous abordons là un problème intact. Notre tâche a été facilitée par l'expérience que nous avons acquise au cours de nos recherches sur les rapports des Vitacées et de *Plasmopara viticola* (D. Boubals 1956, 1959). Dans ce travail relatif à l'oïdium nous avons d'ailleurs adopté le même plan d'étude et souvent des techniques identiques.

Dans une première partie nous déterminerons les causes de la résistance des Vitacées à l'oïdium et nous dresserons une statistique aussi étendue que possible du comportement des genres, espèces, variétés et hybrides de vignes à l'égard d'*Uncinula necator*.

Dans une deuxième partie nous étudierons le mode de transmission héréditaire des causes de la résistance mises en évidence dans la première partie.

Au cours de tout cet exposé nous déduirons au fur et à mesure les techniques de sélection à mettre en œuvre pour pratiquer l'amélioration de la résistance à l'oïdium.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA RÉSISTANCE DES ESPÈCES DE VITACÉES ET DE LEURS HYBRIDES A *UNCINULA NECATOR*.

CHAPITRE I

LE GENRE *UNCINULA* LEV. ET L'ESPÈCE *NECATOR* (SCHW.) BURR.

Le genre *Uncinula* fait partie du groupe des Ascomycètes et dans ce groupe il appartient à la famille des Érysiphacées. Le genre *Uncinula* est surtout caractérisé par la présence du mycélium du champignon à la surface de l'organe infecté (feuilles, rameaux et parfois fruits). Ce mycélium représenté par des hyphes grêles constitue ainsi un stroma de densité variable et en général de couleur blanche. Au contact des cellules épidermiques de l'hôte le mycélium forme des *appressoria* prolongés dans ces cellules par des suçoirs (*haustoria*). Le mycélium superficiel produit le stade conidien qui est constitué par des conidiophores portant chacun une chaîne d'*oïdies* (*conidies*) d'où le nom d'oïdium donné à ces maladies. Au terme d'une période plus ou moins longue on peut voir apparaître sur le stroma des conceptacles ascogènes appelés *périthèces*. Ces périthèces possèdent des organes spéciaux ou fulcres qui, chez le genre *Uncinula*, sont hyalins et recourbés en crosse à leur sommet.

Divers *Uncinula* sont cités dans les traités et ouvrages de phytopathologie. C'est ainsi que VIENNOT-BOURGIN (1949) en signale cinq dans son traité des champignons parasites des plantes cultivées.

Le plus important de tous est *Uncinula necator* (Schw.) Burr. ou *Oïdium de la vigne*. Il est connu depuis 1845, année au cours de laquelle il fut découvert dans des serres à vignes en Angleterre. En 1847 on l'a signalé en France. En 1850 il a causé des dommages aux vignobles français du Sud-Ouest et de la région méditerranéenne. En 1851 on l'a trouvé en Proche-Orient et en Afrique du Nord. Pratiquement, l'oïdium existe maintenant partout où il y a de la vigne cultivée en serre ou en plein air, mais selon les conditions climatiques il cause plus ou moins de dégâts.

Pendant un certain temps on a cru que l'oïdium rencontré sur la vigne en Amérique du Nord (*Uncinula spiralis* Berk. et Cke), était différent de l'oïdium trouvé sur la vigne en Europe (*Oïdium Tuckeri* Berk.). Pour le second on ne connaissait que la forme conidienne tandis que pour le premier on connaissait également les périthèces. De plus, BERKELEY, PLOWRIGHT et COOKE (1888) déclaraient que l'oïdium européen possédait des conidies plus grandes que celles de l'oïdium américain. Mais dès 1871 DE BARRY suggérait l'idée que les deux champignons étaient en réalité identiques, hypothèse adoptée peu de temps après par RAVAZ (1882), FARLOW (1887) et VIALA (1889). Quand en 1892, G. COUDERC trouva en France les périthèces de

l'*Oïdium Tuckeri*, sa similitude avec *Uncinula spiralis* fut confirmée. A la suite de cette dernière découverte on pensa alors que l'oïdium trouvé en Europe provenait d'Amérique d'où il avait été importé accidentellement sur des boutures de vigne.

Dans son pays d'origine, c'est-à-dire les États-Unis d'Amérique, l'oïdium de la vigne (*Uncinula necator*) est, selon Viala (1889), « fréquent dans tous les vignobles, même en Californie, et dans les forêts sur les espèces sauvages. Il est abondant dans le Sud-Ouest du Missouri sur les feuilles des Cordifolia sauvages, en Californie sur le *V. Californica* et sur quelques feuilles du *Rupestris* dans les ravins desséchés. Ses ravages sont surtout importants dans la Nouvelle-Angleterre, le New Jersey, le Maryland, le district de Colombie, les parties humides du Texas et du Missouri, le Nord de la Californie ».

Salmon (1900) a prétendu, à la suite de l'observation d'échantillons reçus du Japon, que l'oïdium de la vigne se développerait aussi sur certaines espèces japonaises du genre *Actinidia* (famille des Ternstroemiaceae) : A. *arguta*, A. *Kolomikta*, A. *polygama*. Salmon en a aussitôt déduit que l'oïdium de la vigne pourrait bien être originaire du Japon. Mais aucune vérification de la possibilité qu'aurait ce champignon d'infecter des *Actinidia* n'a été tentée par lui. Nous avons fait des essais d'inoculation sur feuilles d'*Actinidia sinensis* isolées en survie en boîte de Petri qui n'ont montré aucun développement du champignon sur ces organes.

Dans la littérature on ne trouve pas de références relatives à l'existence certaine de races physiologiques chez *Uncinula necator*. Tout au plus, Salmon (1900) signale-t-il que sur *V. hederacea* (*Ampelopsis quinquefolia*) on trouve un oïdium dont les périthèces ont des fulcres moins nombreux, plus courts, plus larges, rigides et droits. Peck (1876) avait fait de cette forme une espèce différente *Uncinula ampelopsidis* Peck.

CHAPITRE II

L'INFECTION DES VITACÉES PAR *UNCINULA NECATOR*.

Avant d'entreprendre l'étude des causes de la résistance d'une plante à un parasite donné il est indispensable de bien connaître, d'une part le processus général d'infection par le parasite, et d'autre part de savoir dans quelle mesure les conditions de milieu peuvent avoir une influence sur le déroulement de l'infection. La connaissance détaillée de la biologie du parasite permet en effet de le faire intervenir sur la plante hôte dans des conditions de milieu bien déterminées de façon à étudier d'une manière très précise les phénomènes de résistance de cette plante à l'égard de ce parasite.

A partir des données bibliographiques et à partir des observations que nous avons effectuées nous-mêmes, nous allons donc décrire le processus général d'infection de la vigne par l'oïdium et ensuite envisager quelles influences le milieu peut avoir sur ce processus.

I. — Le processus général d'infection.

En plein champ, au printemps, on constate que l'oïdium se manifeste sur certaines feuilles des variétés de *V. vinifera* très sensibles, sous forme de zones circulaires dont la couleur est plus claire et dont la croissance, arrêtée ou fortement ralentie, amène

une ondulation du limbe environnant ces zones. L'examen de la face inférieure de la feuille révèle à ces endroits la présence d'un lacis mycélien superficiel plus ou moins dense (voir fig. 1).

De plus, au printemps également, certaines pousses peuvent être totalement atteintes, les rameaux, les feuilles (face supérieure et inférieure), les inflorescences étant recouverts d'un feutrage blanchâtre constitué par le mycélium du champignon et les fructifications qu'il forme.

Dans tous les cas, le mycélium superficiel à cloisons espacées forme des conidiophores portant plusieurs conidies disposées en chaîne (fig. 2). Ces conidies germent lorsqu'elles sont détachées des conidiophores et quand des conditions de milieu favorables sont réalisées. Elles donnent un tube germinatif (fig. 3) qui forme très vite des sortes d'excroissances appelées *appressoria*. Quand ces conidies se trouvent au contact d'organes herbacés de la vigne, à partir des appressoria se forment des suçoirs pyriformes qui pénètrent dans les cellules épidermiques de la plante d'où ils sont reliés au mycélium par un fin pédoncule. Le champignon n'envoie des suçoirs que dans les cellules épidermiques intactes des organes attaqués. Au fur et à mesure du développement du mycélium il se forme des appressoria (fig. 4) et des suçoirs. Cependant la formation des appressoria n'exige pas absolument que le mycélium soit en contact avec une surface. En effet nous avons constaté que lorsqu'une conidie germait sur un poil dressé de feuille, le mycélium qui en résultait se développait pendant un certain temps sans être en contact avec le poil ou avec le limbe de la feuille, et qu'il se formait tout de même sur sa partie suspendue dans l'air des appressoria mais à partir desquels il ne se créait pas de suçoirs (voir figure 5).

Sur les plantes sensibles une seule spore qui germe peut produire une infection. Sur les plantes dites résistantes il est parfois nécessaire, comme nous le verrons plus loin, que plusieurs sporanges germent pour que l'un d'entre eux réussisse à former un mycélium qui donnera des sporangiophores. Quant à la vitesse d'extension du champignon sur un organe de Vitacée, elle dépend des facteurs de résistance intrinsèque de l'espèce ou de la variété considérée, de l'état physiologique de l'organe intéressé et enfin des conditions de milieu (température, état hygrométrique de l'air).

Pendant la période de croissance de la végétation, il se produit plusieurs attaques d'oïdium qui intéressent les jeunes feuilles, les inflorescences et les grappes, ainsi que les rameaux dont la croissance active se poursuit en été. Lorsque l'infection débute tôt au printemps sur ces organes et lorsque la plante est très sensible à l'oïdium ils peuvent être totalement recouverts par le mycélium du champignon (voir fig. 6).

A la fin de l'été et à l'automne, les attaques d'oïdium peuvent continuer à se produire sur les hybrides interspécifiques plus ou moins sensibles à l'oïdium. A la même époque, l'oïdium se développe sur le feuillage des vignes européennes insuffisamment traitées contre le mildiou (*Plasmopara viticola*) avec des produits cupriques, sur le feuillage des vignes traitées avec un fongicide dont l'action n'est pas persistante (Captane) ou qui n'a pas d'action toxique sur *U. necator* (Zinèbe). A ce moment là, le mycélium s'étend surtout sur la face supérieure des feuilles et non plus sur la face inférieure, tandis que les rameaux non aoûtés et les petites grappes (grappillons) portées par les entre-cœurs sont également très atteints par le champignon. A cette période de l'année on voit qu'il se forme des périthèces sur certains emplacements où se trouve du mycélium. Ces périthèces munis de fulcres (fig. 7) ont tout d'abord une couleur jaune qui vire ensuite au brun et puis au noir.

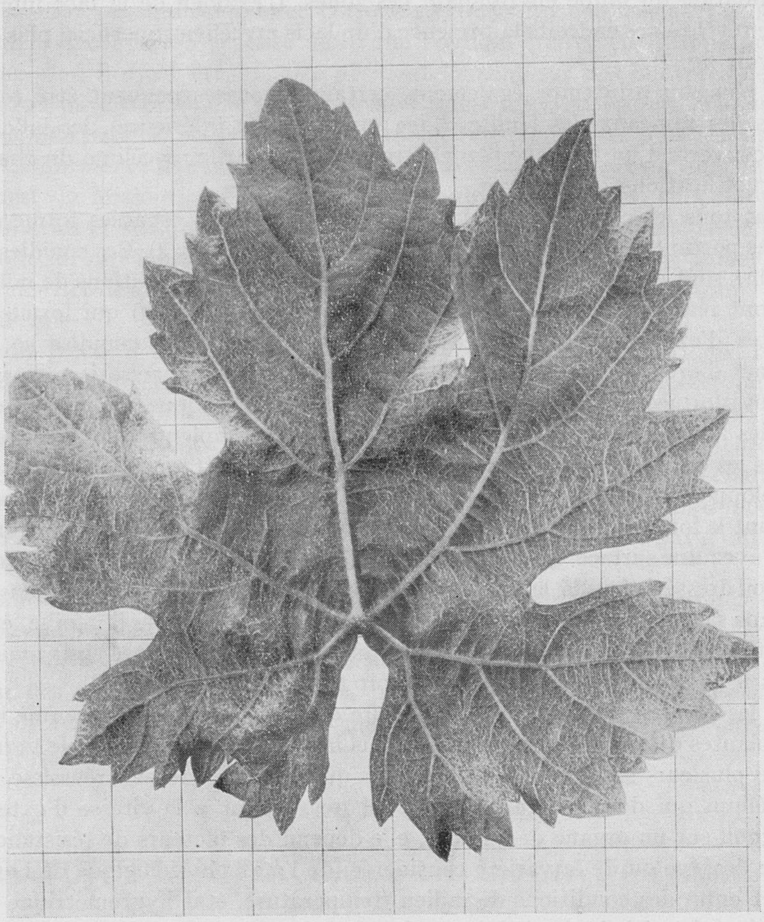


FIG. 1. — *Oïdium (plages blanches) sur feuille en voie de croissance de* V. vinifera *var.* Carignan

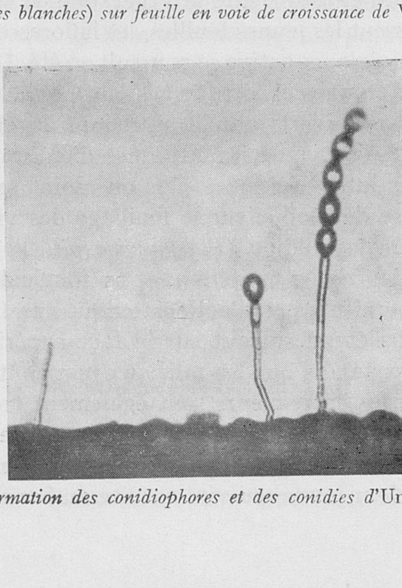


FIG. 2. — *Formation des conidiophores et des conidies d'*Uncinula necator.

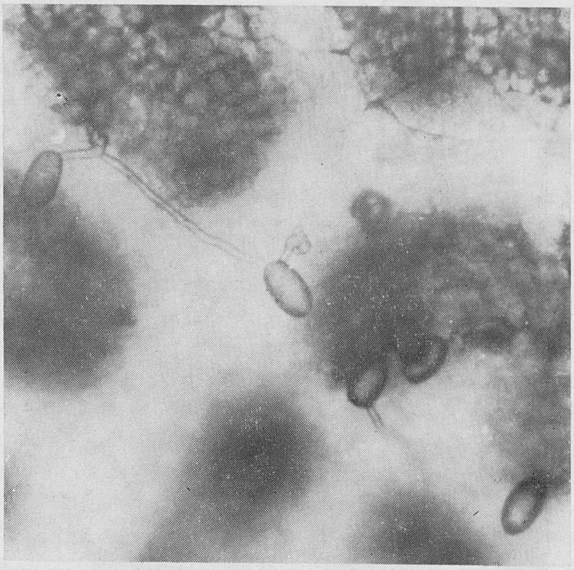


FIG. 3. — *Germination de conidies d'*Uncinula necator *sur feuille de vigne.*

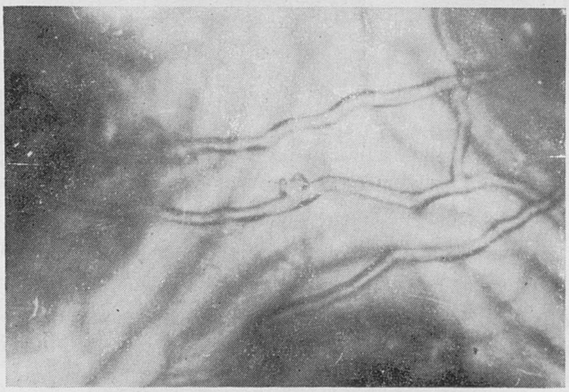


FIG. 4. — *Appressorium de mycélium d'*Uncinula necator.

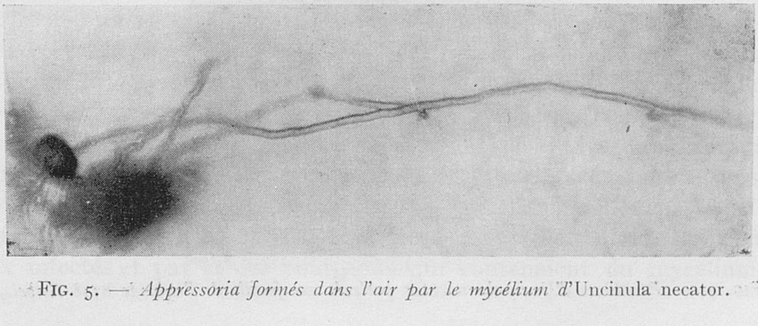


FIG. 5. — *Appressoria formés dans l'air par le mycélium d'*Uncinula necator.

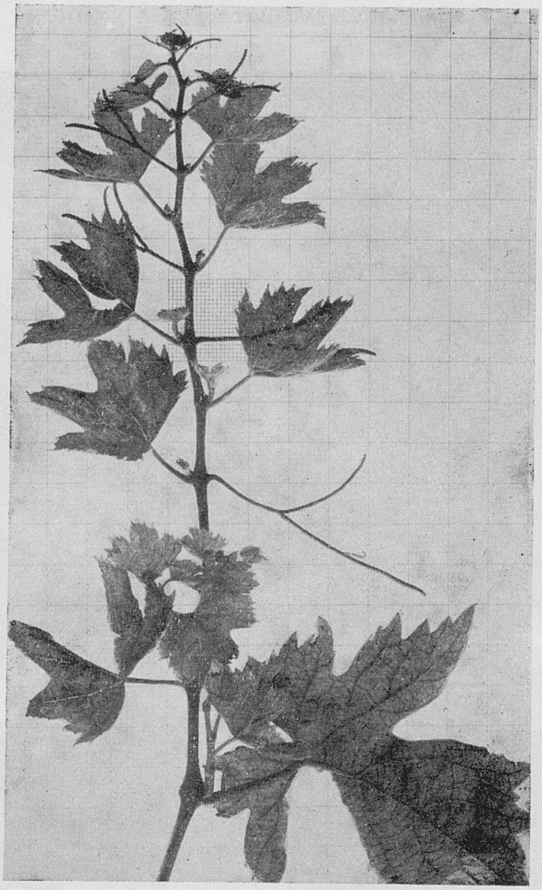


FIG. 6. — *Pousse de* V. vinifera *var.* Carignan *entièrement envahie par l'oïdium.*

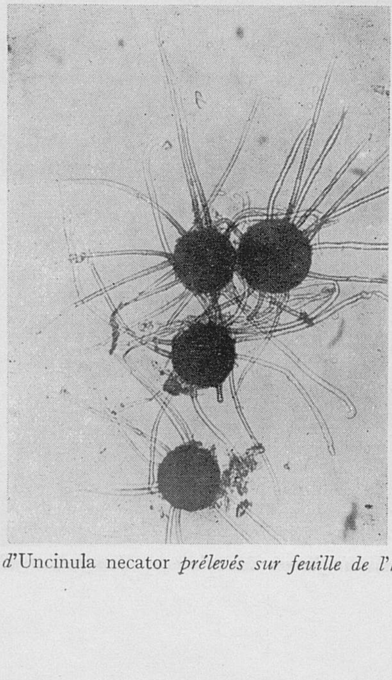


FIG. 7. — *Périthèces d'*Uncinula necator *prélevés sur feuille de l'hybride* 8748 *Seibel.*

En octobre 1958 nous avons ainsi observé le développement de mycélium et la formation de périthèces sur de nombreuses variétés de la collection de *V. vinifera* de l'École nationale d'Agriculture de Montpellier, dont la protection contre le mildiou avait été exclusivement assurée par le Captane. Les vignes voisines traitées avec du sulfate de cuivre ne présentaient par contre aucun développement d'oïdium. La même année nous avons trouvé, comme la plupart des ans, des périthèces sur *V. cordifolia*. Enfin nous en avons également trouvé sur des hybrides producteurs, en particulier sur 8748 Seibel où ils étaient particulièrement nombreux.

Les périthèces se forment ainsi habituellement à l'automne, mais certains auteurs comme ARNAUD (1931) et YOSSIFOVITCH (1923) ont observé leur formation au mois d'août. Ce dernier auteur a même observé leur formation en serre. On peut admettre avec ARNAUD l'hypothèse selon laquelle les périthèces se formeraient quand les feuilles sont sur le point de décliner, c'est-à-dire lors de l'épuisement du substratum nourricier, tout comme cela se passe pour les œufs d'hiver de mildiou. En tout cas l'influence des abaissements de température ne serait pas directement déterminante.

Les périthèces constituent une forme de conservation hivernale de l'oïdium. D'après GALLOWAY (1895) et YOSSIFOVITCH (1923) les périthèces sont susceptibles d'évoluer au début de l'année suivant leur formation, à partir du mois de janvier, à condition qu'ils demeurent de 20 à 30 jours dans l'eau. Leur éclatement se produit dans l'eau. Ils libèrent des asques d'où sortent des ascospores. D'après GALLOWAY la germination des ascospores ne peut se produire avant le mois de février, celle-ci intervient alors au bout de 4 à 5 heures, mais il n'a jamais pu réussir l'inoculation de feuilles à partir d'ascospores.

Il apparaît que l'hibernation d'*U. necator* ne se fait pas exclusivement par les périthèces. Il semble, d'après YOSSIFOVITCH, que l'oïdium se conserve d'une année à l'autre surtout par l'intermédiaire du mycélium qui se trouve dans les bourgeons. Certains auteurs comme ISTVANFFI (1904) et VIALA (1893) ont prétendu que le champignon se conserverait également sous forme de mycélium flétri et ratatiné, ayant des suçoirs très développés à plasma dense. Ce dernier mode de conservation serait moins certain que la conservation du mycélium dans les bourgeons d'une année à l'autre et qui expliquerait la présence de pousses « blanches », c'est-à-dire recouvertes d'oïdium, au printemps sur les souches des variétés très sensibles. D'ailleurs nous avons tenté de vérifier si cette conservation dans les yeux dormants est bien réelle. Pour cela nous avons « préparé » en pépinière des racinés de *V. vinifera* var. Carignan qui est très sensible à l'oïdium. Dans la pépinière ces plants se sont développés vigoureusement et durant tout le cycle végétatif leur végétation a été protégée du mildiou (*Plasmopara viticola*) par le Zinèbe, fongicide organique qui n'a pas d'action sur l'oïdium. Effectivement *Uncinula* a connu un grand développement sur le feuillage et les rameaux et ces derniers présentaient après la chute des feuilles une écorce nécrosée caractéristique. Dans le courant de l'hiver un certain nombre de ces racinés ont été arrachés, taillés long, puis plantés en pots et mis en serre chaude et humide. Dans ces conditions les yeux ont débourré et donné des rameaux dont certains n'ont pas tardé à se couvrir d'oïdium. La situation des rameaux infectés et par là des bourgeons qui contenaient du mycélium a été la suivante :

bourgeons de rang 1 et 2 à partir de la base	:	pas de bourgeons infectés
— 3 —	:	66 %
— 4 —	:	50 % —
— 5 —	:	50 % —
— 6 —	:	35 %
— 7 à 16 —	:	pas de bourgeons infectés.

Il semble donc bien que l'oïdium se conserve d'une année à l'autre dans les bourgeons dormants où du mycélium doit s'insinuer entre les écailles. On arrive d'ailleurs grâce à la coloration au bleu au lactophénol à observer des fragments de mycélium dans des coupes transversales de bourgeons. Les yeux qui seraient ainsi infectés paraissent surtout situés dans la partie inférieure des sarments mais pas entièrement à la base, dans le cas de nos observations du 3e au 6e œil.

II. — Influence des conditions de milieu sur l'infection.

L'influence des conditions de milieu, plus particulièrement de la température et de l'humidité sur l'infection des Vitacées par l'oïdium est considérable. Nous allons envisager leur action d'une part sur la contamination ou l'inoculation, et d'autre part sur la durée de la période stérile et sur l'émission des sporangiophores. Pour cela nous ferons appel aux données de la bibliographie et aux observations que nous avons pu faire à ce sujet.

A. — Influence des conditions de milieu sur la contamination et l'inoculation.

a) *Influence du substrat.*

M. Weltzien-Stenzel (1959) a déterminé l'influence du substrat sur la germination des conidies et elle a montré la grande influence qu'il a sur le pourcentage de germination. En chambre humide et à température normale les conditions les plus favorables sont celles qu'offre une membrane de collodion disposée au-dessus de l'eau (81,4 % de conidies germent) ; puis viennent les conditions de la surface de feuille de vigne vivante (67,3 %), suivies par celles obtenues en plaçant une membrane de collodion sur verre (60,6 %), puis à sec (53,7 %). Des plaques d'agar (53,6 %) ou de gélatine (41,6 %) sont encore moins favorables. Les conditions les plus défavorables seraient celles crées en plaçant les conidies sur verre (37,8 %).

Enfin, on sait que le contact de l'eau est défavorable à la germination des conidies.

Selon l'auteur précédent la germination plus élevée sur membrane fixée sur eau provenait des conditions d'humidité plus favorables. Nous envisagerons plus loin l'action propre de ce facteur sur les conidies.

b) *Influence de la température.*

Parmi les conditions de milieu c'est la température qui a la plus grande influence sur le développement de l'oïdium. La température du milieu peut être caractérisée :

— soit par la température de l'air ou d'un support inerte placé dans ce milieu pendant un certain temps (lame de verre par exemple),

— soit par la température de la feuille sur laquelle se développe l'oïdium.

Dans un milieu donné, ces deux sortes de températures ne sont pas identiques. A la suite d'une étude très précise C. J. DELP (1954) a mis en évidence que de 5 degrés C à 23°C la température de la feuille de vigne (*V. vinifera*) est en général supérieure de 1° à la température de l'air, par contre, il a vu qu'entre 26°C et 35°C la température de la feuille est inférieure à la température de l'air de 0°,5 à 2°.

La température a une action sur le pourcentage de germination des conidies, sur leur vitesse de germination et sur la vitalité des conidies portées par les conidiophores.

1° *Influence de la température sur le pourcentage de germination des conidies.*

Des données récentes sur ce sujet existent à la suite de travaux de C. J. DELP (1954) et M. WELTZIEN-STENZEL (1959). Le premier auteur a étudié le pourcentage de germination des conidies d'oïdium sur des lames de verre placées à différentes températures dans des chambres humides tandis que le second l'étudiait sur des membranes de collodion sur eau. Les résultats qu'ils ont obtenus sont donnés sur

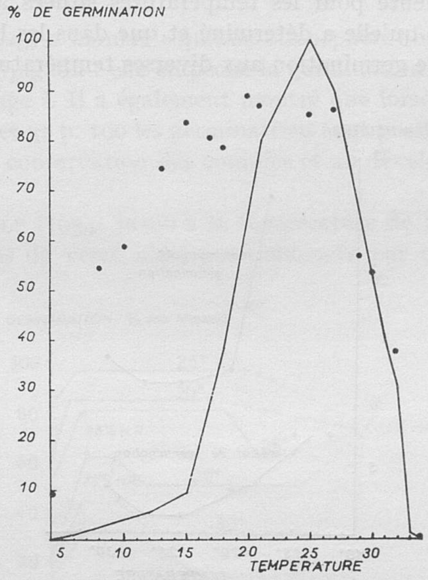


FIG. 8. — *Influence de la température sur le pourcentage de germination des conidies d'*Uncinula necator. *Le graphique est établi d'après les données de* J. DELP, 1954 et M. WELTZIEN-STENZEL, 1959. *La quantité de conidies ayant germé est exprimée en pourcentage du lot ayant eu la plus forte germination dans le cas des observations de* DELP.

la figure 8. On voit que la germination commence vers 4,5°C et peut se produire jusqu'à 33°C. Pour DELP l'optimum de germination se situe à 25°, la germination est importante entre 24° et 27° et le pourcentage de germination baisse rapidement au-dessous de 21° et au-dessus de 29°. Pour WELTZIEN-STENZEL l'optimum de germination se situe entre 15°C et 27°C. Leurs résultats ne sont donc pas absolument identiques, peut-être parce que les conditions de leurs expériences n'étaient pas les mêmes.

2° *Influence de la température sur la vitesse de germination des conidies.*

DELP (*Loc. cit.*) a également étudié la rapidité de la germination de conidies placées sur des lamelles de verre. Il a pu de cette façon noter pour différentes températures, tout d'abord le moment du début de germination et ensuite le moment du maximum de germination. Ces moments étaient exprimés en nombre d'heures s'étant écoulées depuis la mise en germination.

Les résultats obtenus par DELP nous ont permis de construire le graphique de la figure 9. On constate que la germination commence d'autant plus rapidement, que la température est plus élevée et que le maximum de germination est atteint d'autant plus vite que la température s'accroît.

A 24°C et 27°C la germination a commencé 1 heure et demie après que les conidies aient été mises à germer et le maximum de conidies a germé après 12 heures.

Lorsque la température s'élève au-dessus et surtout lorsqu'elle s'abaisse au-dessous des deux températures précédentes, le moment du début de la germination et le moment du maximum de germination sont atteints plus tard (voir figure 9).

M. WELTZIEN-STENZEL (1959) a également constaté que la vitesse de germination des conidies est plus lente pour les températures situées au-dessous et au-dessus de l'optimum (15°-27°) qu'elle a déterminé et que dans les limites de ce dernier les différences de vitesse de germination aux diverses températures sont très faibles.

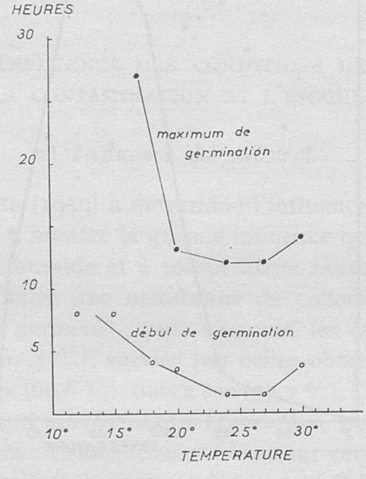


FIG. 9. — *Influence de la température sur la vitesse de germination des conidies d'*Uncinula necator *(moments du début et du maximum de germination). Le graphique est établi d'après les données de* C. J. DELP (1954).

3° *Influence de la température sur la viabilité des conidies.*

Les températures élevées tuent les conidies. DELP a exposé des conidies à des températures élevées pendant un certain temps, ensuite il les a placées dans une enceinte dont la température et l'humidité étaient telles qu'elles favorisaient la germination. Les conidies qui n'avaient pas été tuées par l'exposition à une température élevée, recouvraient alors la vie au bout d'un temps plus ou moins long. Il a constaté qu'une exposition de 10 heures au-dessus de 34°C ou de 4 heures à 40°C tuaient les

conidies de colonies d'oïdium sur feuille et des conidies placées sur des lames de verre. De plus il a vu que des colonies vigoureuses d'oïdium étaient tuées sur des feuilles chauffées à 34°C pendant deux jours et demi (à 2 jours les conidies recouvraient la vie dans les 5 jours suivants), à 36°C pendant 10 heures, à 39°C pendant 6 heures.

M. WELTZIEN-STENZEL a constaté que les conidies d'oïdium disposées sur membrane de collodion sur eau présentaient un début de mortalité après 24 heures d'exposition à 30°C et que cette mortalité était très nette après deux heures à 38° C. Elle a vu que jusqu'à 36°C ces hautes températures sont supportées sans dommage pendant au moins deux heures. De plus aux basses températures elle a fait les constatations suivantes : une certaine proportion de conidies supporte pendant plus de 30 jours une température de + 4°, et au bout de 14 jours à — 3° les spores d'oïdium perdent la moitié de leur pouvoir germinatif.

c) *Influence de l'humidité.*

On peut penser *a priori* que, comme pour beaucoup de champignons, son influence s'exerce sur le pourcentage de germination des conidies, une humidité élevée favorisant la germination.

YOSSIFOVITCH (1923) a montré « qu'une atmosphère absolument sèche est nettement nuisible au champignon : elle empêche la germination des conidies et les altère si son action se prolonge ». Il a également montré que lorsque l'état hygrométrique oscille entre 23 p. 100 et 32 p. 100 les germinations sont possibles, mais un séjour prolongé est nuisible à la conservation des conidies et au développement des tubes germinatifs.

D'après C. J. DELP (1954) jusqu'à la température de 25°C, la germination des conidies sur des lames de verre n'est pas influencée par une humidité peu élevée

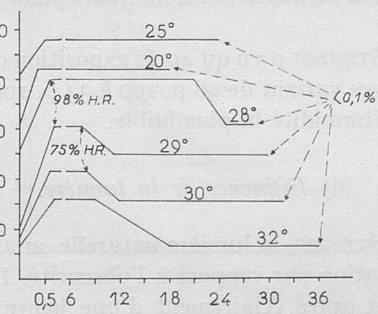


FIG. 10. — *Pourcentage de germination des conidies* d'Uncinula necator *à différentes températures et pour les différents états hygrométriques de l'air. Les états hygrométriques sont exprimés en déficit de tension de vapeur et pour quelques points des courbes en humidité relative.* (*Graphique établi par* C. J. DELP, 1954.)

(voir fig. 10). A 28°, le même auteur a constaté qu'il y avait une légère réduction dans la germination lorsque le déficit de tension de vapeur se situait au-dessus de 21 mm. Au cours de ses expériences dont les conditions sont bien précisées, la germination s'est produite dans un air desséché (38 mm de déficit de tension de vapeur), à la

température de 33°C. Il a vu que la germination diminue significativement à 29°C et à des températures supérieures pour un déficit de tension de vapeur de 8 mm (voir fig. 10). Si aux températures élevées le pourcentage de germination des conidies n'est que peu influencé, DELP a par contre constaté que les tubes germinatifs sont plus courts avec une formation incomplète des appressoria et que les conidies se flétrissent plus rapidement. Enfin, le même auteur a observé qu'à toutes les températures le nombre de conidies germées est plus faible quand on les expose dans une atmosphère humide où le déficit de tension de vapeur est nul, c'est-à-dire lorsque la vapeur d'eau se condense sur les lames portant les conidies.

DELP a fait des tests de germination à la surface de feuilles attenantes aux plantes en cours de transpiration, où selon YARWOOD et HAZEN (1944), LONGREE (1939), THIET (1939), RAMSAY et al. (1938) le déficit de tension de vapeur est un quart moindre que celui de l'air environnant. Ces tests ont montré que des changements d'humidité de l'air dans lequel se trouve la feuille n'amènent pas de différences marquées entre les pourcentages de germination des spores pour des températures allant de 25° à 31°C.

M. WELTZIEN-STENZEL a étudié l'influence de l'humidité relative sur la germination à température constante. A 25°C l'auteur a constaté que la germination des conidies sur membrane de collodion sur eau était de 41,3 p. 100 et qu'entre 92 et 63 p. 100 d'humidité relative le pourcentage de germination variait autour de 30 p. 100.

Le même auteur a aussi étudié la variation du pourcentage de germination à différentes températures pour diverses humidités relatives. A la température de 32°C pour 96 p. 100 d'humidité relative et au-dessous il n'y a plus de germination. Pour les autres températures allant de 10°C à 30°C et lorsque l'humidité relative s'abaisse de 100 p. 100 à 96 p. 100 il se produit une diminution considérable du pourcentage de germination des conidies ; entre 75 p. 100 et 55 p. 100 d'humidité relative les conidies germent encore à raison de moitié, et d'un quart pour 33 p. 100 d'humidité relative.

Enfin M. WELTZIEN-STENZEL a vu qu'après exposition de conidies pendant 8 heures à des humidités relatives variant de 96 p. 100 à 33 p. 100, leur pouvoir germinatif est diminué de moitié à l'humidité la plus faible.

d) *Influence de la lumière.*

Selon M. WELTZIEN-STENZEL la lumière naturelle ou artificielle continue double le pourcentage de germination par rapport à l'obscurité. L'action favorisante de la lumière se manifeste déjà après éclairement d'une heure.

e) *Influence des conditions climatiques et de la saison.*

Toujours d'après M. WELTZIEN-STENZEL les conditions climatiques n'ont pas d'influence sur le pouvoir germinatif tandis que les saisons en ont une. Ainsi en hiver, le pourcentage de germination est plus faible cela étant dû au manque de lumière. De même la vitesse de germination des conidies est plus faible en hiver, la vitesse la plus grande étant observée fin mai, et à partir d'août celle-ci diminuant à nouveau.

B. — INFLUENCE DES CONDITIONS DE MILIEU SUR LA DURÉE DE LA PÉRIODE STÉRILE ET SUR L'ÉMISSION DE CONIDIOPHORES.

a) *Influence de la température.*

Tout d'abord la réussite de l'infection c'est-à-dire le déroulement complet du cycle de reproduction végétative du champignon est fonction de la température. D'après DELP (1954) l'infection n'est possible qu'entre les températures suivantes :

températures de la feuille : 7°C ± 1°,0 et 31°C ± 0°,5
températures de l'air : 6°C ± 0°,5 et 33°C ± 0°,5

Ces températures sont pour les températures minima, plus élevées de 1°C environ que les températures maxima permettant la germination. Les données de DELP montrent que la réussite des infections est maximum à 26°C ± 1°,0 (température de la feuille) et 27°C ± 1°,0 (température de l'air).

La température a également une action très marquée sur la vitesse de déroulement du cycle de reproduction végétative du champignon.

Le graphique de la figure 11 représente l'action de la température de la feuille et l'action de la température de l'air sur la durée de la période séparant le moment d'inoculation par l'oïdium de feuilles de variétés de *V. vinifera* très sensibles à la maladie, du moment d'apparition des premiers conidiophores.

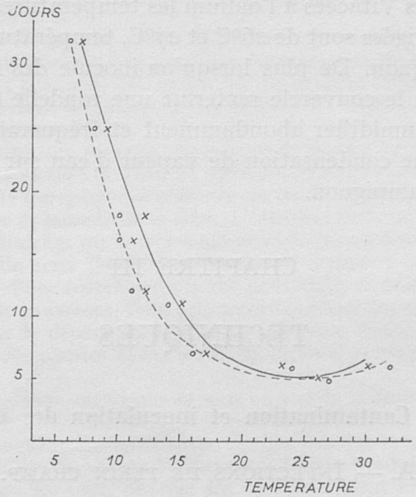


FIG. 11. — *Influence de la température sur la durée de la période s'écoulant entre l'inoculation de feuilles de* V. vinifera *par* Uncinula necator *et le moment d'apparition des premiers conidiophores : en pointillé la courbe des températures de l'air, en trait plein la courbe des températures de la feuille. Le graphique est établi d'après les données de* C. J. DELP (1954).

On peut voir que la durée minimum de cette période est de 5 jours à 26°C ± 1°,0 (température de la feuille) et 27°C ± 1°,0 (température de l'air).

b) *Influence de l'humidité.*

Selon YOSSIFOVITCH (1923) l'oïdium se développerait d'autant mieux que l'atmosphère est plus riche en vapeur d'eau.

Brebion (1951) a constaté que sur des feuilles de *V. vinifera* var. Cabernet Sauvignon, isolées en survie en boîte de Pétri, l'optimum de développement de l'oïdium se situe entre les degrés hygrométriques 87 p. 100 et 92 p. 100 pour une température de 25°C à 27°C ; au-dessus et au-dessous de ces valeurs le développement du champignon diminue très rapidement.

Par contre Delp (1954) déclare que sur les feuilles, l'infection se produit normalement entre 25°C et 31°C pour toutes les conditions d'humidité. Il a constaté la formation de conidies pour une humidité relative de 10 p. 100 à la température de 29°C.

Quand à nous, nous pensons que l'humidité favorise nettement l'oïdium. En effet, nous avons eu l'occasion de faire plusieurs fois l'observation suivante : lorsqu'en serre, on a des plantes de *V. vinifera* très sensibles à l'oïdium, si on y prélève des feuilles partiellement infectées par *U. necator* et si on les place aussitôt en chambre humide à la température de la serre, on ne tarde pas à voir ces feuilles se couvrir de mycélium et de conidiophores, alors que sur des feuilles homologues restées sur les plantes, la généralisation de l'infection se fait plus lentement ou ne se produit pas.

C. — Conclusion.

En conclusion, nous retiendrons surtout que pour les travaux concernant l'étude de la résistance des Vitacées à l'oïdium les températures auxquelles on doit réaliser les inoculations dirigées sont de 26°C et 27°C, températures optima pour le développement du champignon. De plus lorsqu'on inocule des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, dont le couvercle renferme une rondelle de papier Chardin, il ne sera pas nécessaire d'humidifier abondamment et fréquemment cette dernière afin d'éviter notamment une condensation de vapeur d'eau sur le limbe qui gênerait le développement du champignon.

CHAPITRE III

TECHNIQUES

I. — Contamination et inoculation des plantes.

A. — Infections de plein champ.

Les infections d'*U. necator* se produisant en plein champ peuvent être la source d'observations intéressantes pour l'étude des causes de la résistance des Vitacées à ce champignon et pour l'étude du mode de transmission héréditaire de ces causes ou la sélection de plantes résistantes.

Si les années favorables l'oïdium se développe spontanément sur les Vitacées réceptives, on peut cependant accroître son développement dans certaines conditions, notamment sur des plantes qui reçoivent des traitements contre le mildiou de la vigne : *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T. La lutte contre ce dernier champignon s'effectue soit avec du sulfate de cuivre, soit avec des fongicides organiques (Captane, Zinèbe), soit avec des fongicides organo-cupriques. Le sulfate de cuivre et les fongicides organo-cupriques ont une action toxique sur l'oïdium, action persistante durant tout le cycle végétatif et qui contribue à limiter le développement d'*U. necator*. Cette action doit être attribuée au cuivre. Mais il ne semble pas qu'il en soit de même pour le Captane et le Zinèbe. En effet, nous avons pu voir nous-même des cas de développement considérable d'oïdium après des traite-

ments avec ces produits sur des variétés de *V. vinifera*. En ce qui concerne le Captane nous avons vu durant l'automne 1958 un développement d'oïdium sur la face supérieure des feuilles des variétés de *V. vinifera* existant dans les collections de l'École nationale d'Agriculture de Montpellier, collections qui avaient été traitées de Mai à fin juillet avec du Captane. Il semble que dans ce cas le développement important de l'oïdium soit intervenu après que le produit fongicide actif ait été détruit. On sait que la persistance de l'action fongicide du Captane est réduite dans le temps (quinze à vingt jours avec le mode de pulvérisation mécanique). Des vignes, voisines des collections précédentes, traitées avec du sulfate de cuivre ou un organo-cuprique n'ont pas présenté d'attaques tardives d'oïdium.

En ce qui concerne le Zinèbe nous avons déjà vu (D. Boubals, 1955) et d'autres ont constaté également, un développement plus marqué d'*U. necator* sur les vignes traitées avec ce fongicide organique. En 1958, dans une pépinière défendue contre *P. viticola*, uniquement avec le Zibène, nous avons observé un développement d'oïdium considérable durant tout le cycle végétatif sur des plants de V. *vinifera* var. Carignan, variété qui est très sensible à l'oïdium. Il semblerait donc que le Zinèbe soit le fongicide anti-mildiou qui ait le moins d'action toxique sur *U. necator*. Par conséquent ce fongicide parait très intéressant à utiliser pour protéger des plantes contre *Plasmopara viticola*, plantes que l'on désire sélectionner quant à leur comportement à l'égard de l'oïdium.

B. — Infections controlées de feuilles.

Ce sont les infections contrôlées de feuilles qui permettent d'étudier, dans les meilleures conditions, les problèmes qui nous intéressent.

Leur réalisation pose avant tout le problème de la source de spores grâce auxquelles on effectuera les inoculations.

Au printemps on peut recueillir des spores sur des organes herbacés de souches atteintes par la maladie. Pour cela, il suffit de récolter des feuilles recouvertes totalement ou en partie de mycélium et de placer ces feuilles en chambre humide pendant 4 ou 5 jours à 26° de manière à amener une production abondante de conidies.

On peut avoir en plein champ une source importante de conidies du mois de juin à fin juillet en enfermant des grappes de variétés très sensibles dans des sacs de papier. L'ensachage doit être effectué avant la floraison et porter de préférence sur des grappes présentant déjà un début d'attaque d'oïdium. Après la nouaison les grains de ces grappes ne tardent pas à se recouvrir de mycélium qui fournit d'abondantes conidies.

On peut entretenir facilement en serre une source de spores durant toute l'année. Pour cela, il suffit d'y faire pousser des racinés de variétés vigoureuses et très sensibles à l'oïdium ; nous utilisons couramment la variété *Carignan* qui présente ces deux caractéristiques. Ces plantes sont placées dans une partie ombrée et humide de la serre. L'infection déclarée naturellement ou artificiellement par apport de spores fraîches sur la face supérieure de jeunes feuilles, ne tarde pas à se généraliser sur tout le feuillage. En serre l'oïdium se développe surtout à la face supérieure des feuilles (voir fig. 12). Pour disposer d'une source permanente de conidies d'oïdium, il suffit d'avoir constamment des plantes en cours de croissance. Pour cela on peut utiliser des racinés maintenus en chambre froide et dont on échelonne le départ en végétation sur toute l'année, ou bien on peut effeuiller complètement ou retailler des plantes ayant servi, de façon à provoquer de nouveaux départs de bourgeons.

Lors de nos cultures d'oïdium sur vignes en serre en vue de la production d'un inoculum frais et abondant nous avons fréquemment constaté, après trois mois de culture sans difficulté, l'intervention d'un parasite de l'oïdium du genre *Hormodendron*. Chaque fois que ce parasite a existé dans la serre il n'a plus été possible d'utiliser les spores d'oïdium qui étaient produites sur les feuilles des vignes cultivées dans cette enceinte. En effet, dès que des conidies étaient mises à germer sur des feuilles de vigne isolées en survie en boîte de Petri, le parasite détruisait le mycélium qu'elles émettaient, arrêtant ainsi rapidement et complètement le déroulement de l'infection.

Quand il n'y a pas d'oïdium en plein champ, notamment pendant le repos hivernal de la végétation, si on désire avoir des conidies on peut opérer de plusieurs façons.

Tout d'abord il doit être possible, bien que cela n'ait jamais pu être réalisé d'une façon certaine, de réaliser des infections à partir de périthèces. A l'automne, on recueille des feuilles portant des périthèces mûrs, c'est-à-dire ayant acquis la couleur noire, sur des plantes qui en présentent : V. *cordifolia* ou mieux des hybrides interspécifiques producteurs sensibles à l'oïdium comme le 8748 de Seibel. Les feuilles sont séchées et conservées en herbier. Ensuite, à la demande, les zones où se trouvent des périthèces sont découpées en petits fragments et placées la face supérieure tournée vers le bas, dans des coupelles contenant de l'eau bidistillée. Après un jour, un grand nombre de périthèces se sont détachés et sont tombés au fond de la coupelle. On peut recueillir ceux qui restent sur le limbe par grattage avec un couvre-objet. Pour faire évoluer les périthèces on les immerge dans de

l'eau bidistillée pendant 20 à 30 jours. Au bout de ce délai par simple agitation de l'eau ou par pression sur les périthèces on arrive à les faire éclater. Il faut alors les transporter sur des feuilles en voie de croissance de plantes très sensibles à l'oïdium où on les place dans des gouttelettes d'eau bidistillée à la température de 22-24°C. D'après YOSSIFOVITCH (1923) un séjour de 14 heures à cette température amène la libération des ascospores contenues dans les asques. Selon GALLOWAY (1895) les ascospores mises en liberté dans une goutte d'eau distillée commencent à germer au bout de 4 à 5 heures et après douze heures les tubes germinatifs atteignent une longueur égale à deux fois ou plus celle de la spore. Mais GALLOWAY n'a pu arriver à réussir l'inoculation de feuilles de vigne avec des ascospores. De plus le même auteur signale qu'on ne peut faire germer les ascospores avant le mois de février. Donc la technique, même si elle réussissait, paraît avoir une application limitée dans le temps.

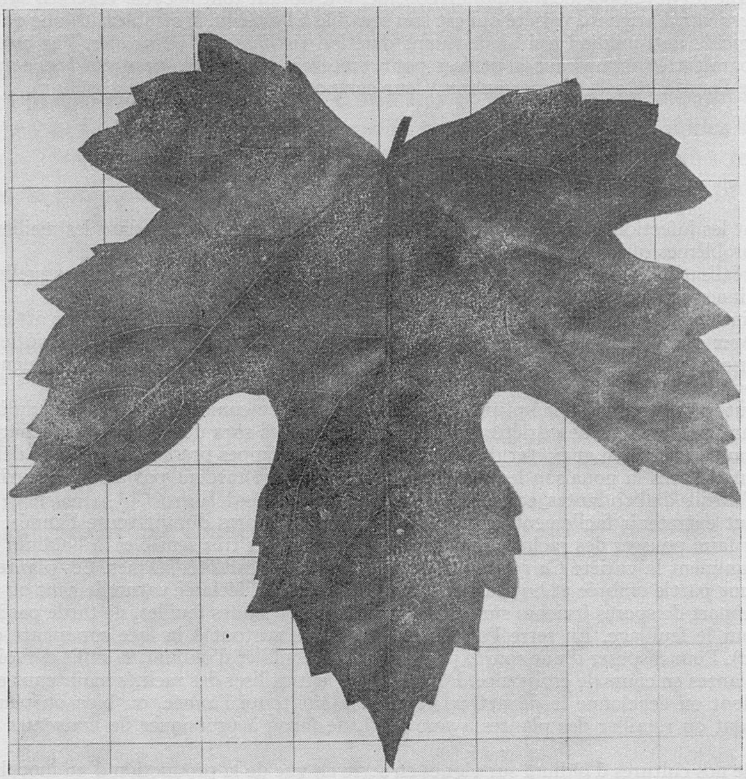


FIG. 12. — *Développement d'oïdium en serre, sur la face supérieure d'une feuille de* V. vinifera *var.* Carignan × Aramon.

Il semble qu'il soit plus intéressant de créer une source d'oïdium à partir de rameaux ayant été très atteints par l'oïdium au cours du cycle végétatif précédent. Pour cela on peut mettre en pot et en serre, soit des souches arrachées dans une vigne, soit des boutures ou des racinés, en choisissant bien entendu des variétés vigoureuses très sensibles et dont le bois présente des traces importantes d'oïdium. En ce qui nous concerne nous utilisons des racinés de *V. vinifera* var. Carignan obtenus l'année précédente en pépinière, racinés dont le feuillage est traité contre *Plasmopara viticola* par du Zinèbe qui, on le sait, n'empêche pas le développement de l'oïdium. Nous choisissons pour mettre en serre, les racinés dont les sarments sont les plus brunis par l'oïdium et nous laissons de longs bois à la taille de façon à avoir le plus possible de départs de bourgeons après la mise en serre. Après le début de la croissance des pousses on constate qu'un certain nombre d'entre elles présentent un développement d'oïdium, ce sont celles qui proviennent de bourgeons renfermant du mycélium d'*U. necator*. Par la suite les attaques du champignon s'étendent à toute la végétation constituant ainsi une source importante de conidies.

a) *Inoculation de feuilles attenantes.*

Il est possible d'infecter des feuilles attenantes aux plantes en frottant légèrement contre ces feuilles d'autres feuilles portant des conidies d'oïdium. Si l'inoculation a lieu en serre il faut la faire sur la face supérieure du limbe, l'oïdium se développant dans ces conditions de milieu surtout sur le dessus de la feuille. Par contre, si l'inoculation a lieu en plein champ il faut la réaliser de préférence sur la face inférieure. Pour favoriser la réussite de l'inoculation il est bon d'ensacher la feuille inoculée dans un sac de polyéthylène ou de couvrir le rameau ou la plante avec un voile de la même matière, voile sur lequel on a pulvérisé un peu d'eau de façon à maintenir une humidité convenable pendant la germination des conidies et la formation des premiers appressoria et suçoirs.

b) *Inoculation de feuilles détachées.*

Dans nos recherches sur les causes de la résistance à l'oïdium et sur le mode de transmission héréditaire de ces causes, nous avons surtout fait appel à l'inoculation de feuilles isolées en survie en boîte de Petri, tout comme nous avons fait dans notre étude similaire qui a porté sur les rapports des Vitacées avec *Plasmopara viticola* (D. BOUBALS, 1959).

Des boîtes de Petri dont le couvercle renfeme une rondelle de papier Chardin humide reçoivent des feuilles de vigne dont la face inférieure est tournée vers le haut. L'inoculation est faite en frottant une feuille atteinte d'oïdium contre la feuille à inoculer. On peut faire une inoculation plus homogène en utilisant la méthode mise au point par BREBION (1951). Ce dernier auteur récolte les conidies sur les feuilles en lavant celles-ci deux fois de suite avec 4 à 5 cc. d'eau bidistillée au moyen d'un fin pulvérisateur. Avec les conidies recueillies sur une feuille on peut ensuite infecter environ 5 feuilles. Il suffit de pulvériser finement la suspension de conidies sur les feuilles à inoculer. Il faut 0,5 cc à 1 cc d'eau par feuille suivant la dimension de celle-ci. La pulvérisation ne doit pas former de gouttelettes. S'il s'en forme quelques unes il faut les laisser s'évaporer avant de refermer la boîte de Pétri. On sait en effet que l'eau n'est pas favorable à la germination des conidies. Il n'est pas nécessaire d'humidifier le papier Chardin fréquemment, il suffit seulement d'éviter que les feuilles de vigne renfermées par les boîtes de Pétri ne se flétrissent.

C. Infection de tissus de vigne cultivés in vitro.

G. MOREL (1948) a réussi à infecter des cultures aseptiques de tissus de vigne par *U. necator*. Nous avons utilisé cette technique dans l'étude des causes de la résistance des Vitacées à l'oïdium. Pour cela nous avons opéré comme le signale MOREL en modifiant quelque peu la méthode d'inoculation des cals utilisée par cet auteur.

On découpe avec des instruments préalablement stérilisés des petits carrés de limbe de 0 cm,5 de côté environ sur une feuille de vigne présentant des conidiophores d'oïdium fraîchement formés. Puis, en tenant un de ces fragments au bout d'une pince également stérilisée, on frotte légèrement la face de ce dernier qui porte les conidiophores sur le cal de tissu à infecter. On met ensuite les tubes de culture en chambre humide à 25°C environ. Sur les espèces sensibles on réussit à coup sûr l'inoculation.

De plus, parce qu'on n'apporte pas d'eau sur les cals pour faire germer les conidies d'*U. necator*, contrairement à ce qui est indispensable pour *Plasmopara viticola*, on évite les nécroses de cellules qui sont provoquées par cette eau.

Evidemment, comme il n'est pas possible de stériliser les fragments de feuilles qui permettent de réaliser l'inoculation, on a un certain nombre de cultures qui sont souillées par d'autres champignons, mais il en reste toujours sur lesquelles *U. necator* se développe seul.

II. — Techniques de mise en évidence du champignon.

U. necator est un champignon dont le mycélium se développe à la surface des organes attaqués et qui envoie, à partir d'appressoria, des suçoirs (haustoria) dans les cellules épidermiques de l'hôte.

Ce mycélium et les organes qu'il forme (appressoria, haustoria, conidiophores et conidies) se colorent très bien par le bleu au lactophénol obtenu en dissolvant 10 p. 100 de bleu coton dans du lactophénol.

Il suffit de placer les coupes sur un porte-objet dans une goutte de bleu au lactophénol, de chauffer lentement jusqu'à l'apparition de vapeurs, ensuite de placer les coupes dans une goutte d'acide lactique et de chauffer à nouveau jusqu'à l'apparition de vapeurs ; enfin on termine en recouvrant aussitôt après par un couvre-objet.

Au cours de nos recherches nous avons été amené à colorer des coupes transversales de parties de plantes atteintes par l'oïdium de façon à pouvoir observer les suçoirs du champignon. Nous avons dans ce cas appliqué la technique précédente sur des coupes effectuées à main levée.

Lors de nos travaux il nous a également fallu étudier le développement spatial du mycélium sur la surface des organes attaqués. Pour cela nous avons utilisé une technique rapide et très commode. On étend du collodion très dilué dans l'éther sur la partie où on désire observer le mycélium. Une minute après on détache la pellicule ainsi formée qui emporte tout le mycélium présent sur la surface recouverte, et on la transporte dans une goutte de bleu au lactophénol. On laisse tremper quelques secondes sans chauffer. Puis on place le film dans une goutte d'acide lactique, on dispose au-dessus un couvre-objet et on chauffe lentement jusqu'à ce que la pellicule s'étale bien. On absorbe avec du papier buvard l'excès d'acide lactique, ce qui permet en même temps d'enlever l'excès de colorant. Il faut au cours du chauffage éviter l'ébullition de façon à ne pas former de bulles d'air. On obtient ainsi une coloration bleue du mycélium sur fond blanc ce qui permet de voir facilement son stade de développement.

CHAPITRE IV

STATISTIQUE DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ A *U. NECATOR* DANS LE CADRE DES VITACÉES.

Au cours des années 1958, 1959 et 1960 nous avons observé le développement de l'oïdium dans différentes conditions de milieu, sur les Vitacées dont nous disposions en collection et également sur quelques Angiospermes.

Ce travail a eu pour but, tout d'abord d'orienter les recherches à effectuer pour déterminer d'une manière aussi précise que possible les causes de la résistance des vignes à *U. necator*, et ensuite de connaître les sources de résistance auxquelles on pourra faire appel lors de travaux de sélection.

I. — Mise au point de plusieurs échelles de notation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium.

A. — DÉFINITION DE L'IMMUNITÉ, DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ A *U. NECATOR*.

Comme nous l'avons fait pour le mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola*) il est possible de définir les trois degrés suivants dans les rapports entre les Vitacées et *Uncinula necator*.

a) *L'immunité stricte.*

Lorsqu'une plante reçoit des conidies d'*Uncinula necator* sur ses organes herbacés, dans des conditions de développement optima pour ce champignon, les conidies germent en donnant un tube germinatif qui ne tarde pas à former des appressoria. Si les appressoria n'envoient pas de suçoirs dans les cellules épidermiques de l'organe de la plante le développement du champignon s'arrête là : il n'apparaît aucun symptôme de maladie, l'infection ne se produit pas. On dit alors qu'il y a immunité stricte de la part de la plante, le parasite se comportant sur elle comme un support inerte (lame de verre par exemple).

b) *La résistance ou immunité relative.*

Sur les organes herbacés des plantes résistantes, les conidies d'oïdium germent en formant un tube qui produit rapidement des appressoria à partir desquels des suçoirs sont envoyés dans les cellules épidermiques. Il se développe ensuite un mycélium dont la croissance est plus ou moins importante.

Lorsque des conditions optima de température, d'humidité et d'état physiologique des organes herbacés des plantes dites résistantes sont réalisées, ce mycélium produit des conidiophores en plus ou moins grande quantité, chacun de ces organes portant plus ou moins de conidies. La densité du mycélium, des conidiophores et des conidies dépend alors de la résistance de la plante.

Si les conditions optima précédentes ne sont pas réalisées, en particulier en ce qui concerne l'état physiologique de l'organe herbacé infecté, le mycélium qui se développe forme beaucoup moins de conidiophores et peut parfois ne pas arriver à en former.

De toute façon, dans ce cas, la maladie se traduit par des dommages aux tissus de l'hôte (décolorations, nécroses brunes) et un revêtement par des filaments blanchâtres des organes herbacés infectés.

c) *La sensibilité.*

Chez les plantes sensibles le développement du mycélium est considérable. Il se forme de très nombreux conidiophores et conidies. Les tissus de l'hôte présentent des dommages causés par le champignon : décoloration du limbe des feuilles et nécroses brunes ou noirâtres des tissus des feuilles, des rameaux et des grains de raisin.

B. — ÉCHELLES DE NOTATION DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ A *UNCINULA NECATOR*.

L'observation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium a eu lieu dans les conditions suivantes :

— en plein champ, d'une part en été sur les feuilles, les grappes et les rameaux, d'autre part en automne sur les feuilles et les sarments ;

— en boîte de Petri sur des feuilles isolées en survie inoculées par l'oïdium ;

— enfin, pour un certain nombre d'espèces, sur des plantes en pots cultivées en serre.

Pour chacune de ces conditions de milieu et pour chaque type d'organe nous avons en général distingué dans la variation présentée par la résistance des Vitacées six classes : 0, 1, 2, 3, 4, 5.

Nous allons définir dans ce qui suit les degrés de ces différentes échelles.

a) *Échelles de notation de la résistance et de la sensibilité des plantes établies en plein champ.*

1º *Échelle de notation de la résistance et de la sensibilité du feuillage en plein champ, pendant la période de croissance de la végétation.*

Pendant trois ans, durant le mois de juillet, nous avons effectué une notation de la résistance et de la sensibilité du feuillage des espèces, de leurs variétés et de leurs hybrides dans les collections de la Station de Recherches viticoles de Montpellier.

Les classes de l'échelle utilisée pour cette notation d'après l'allure des attaques sur le feuillage sont les suivantes :

1. — *Classes de résistance.* — L'allure de la maladie sur les plantes appartenant à ces classes se présente sous deux aspects :

α) Sur les plantes dont la face inférieure des feuilles est glabre ou présente une pubescence séteuse peu importante, les attaques d'oïdium se traduisent par l'apparition de décolorations peu marquées sur la face supérieure de ces feuilles avec parfois de petites nécroses punctiformes. A ces mêmes emplacements, sur la face inférieure de la feuille le limbe est brillant, toujours avec des nécroses punctiformes qui intéressent des groupes de cellules. De plus la croissance de ces parties de limbe infectées paraît avoir été limitée, ce qui amène une déformation de la feuille que l'on ne peut aplanir. Dans de très rares cas, on peut observer des conidiophores sur ces zones infectées.

Ces symptômes sont ceux de la maladie sur des espèces comme *V. rupestris* (fig. 13), *V. riparia* (fig. 14) *V. Berlandieri*, *V. Cordifolia* etc... et la plupart des hybrides producteurs.

β) Sur les plantes résistantes dont la face inférieure des feuilles présente une pubescence duveteuse ou cotonneuse, l'oïdium produit des décolorations du limbe et une inhibition de sa croissance ce qui amène souvent une déformation de la feuille (fig. 15).

Dans ces zones infectées à la face inférieure des jeunes feuilles, on distingue des conidiophores parmi les longs poils. Sur les feuilles adultes de ces espèces on ne voit pas de conidiophores mais on constate qu'il y a des nécroses parfois très marquées comme par exemple chez *V. Pagnucii* ou *V. betulifolia* (fig. 16).

La fréquence de ces atteintes limitées du feuillage a permis de définir les quatre classes de résistance suivantes :

Classe 0 : On ne voit aucune trace d'oïdium sur les feuilles des diverses souches d'une variété.

Classe 1 : Sur une variété donnée on ne trouve une tache d'oïdium sur une feuille isolée qu'après une observation soigneuse de tout le feuillage de toutes les souches.

Classe 2 : On distingue facilement plusieurs feuilles atteintes par le champignon sur l'ensemble du feuillage des souches d'une variété.

Classe 3 : Sur une ou plusieurs souches de la variété il y a un nombre important de feuilles infectées qui peuvent présenter plusieurs taches d'oïdium d'étendue réduite.

2. — *Classes de sensibilité.* — Dans ce cas il ne s'agit plus d'atteintes sur des feuilles isolées mais bien d'envahissement plus ou moins généralisé par le champignon de parties de souches ou de souches entières. On constate en particulier que les jeunes feuilles des plantes sensibles présentent beaucoup de mycélium et de nombreux conidiophores sur leur face inférieure et parfois aussi sur la face supérieure. Chez les plantes les plus sensibles il apparaît des décolorations à la face supérieure de la feuille qui peuvent constituer des taches jaunes très nettes chez certaines espèces comme *V. armata* par exemple (fig 17).

Lorsque ces jeunes feuilles atteintes par l'oïdium deviennent adultes elles ne portent plus de conidiophores mais elles présentent par contre des nécroses à leur face inférieure (fig 18).

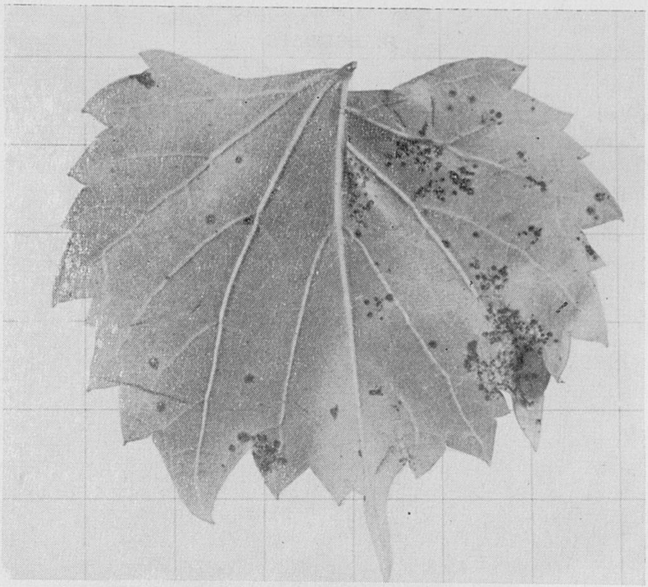


FIG. 13. — *Atteintes d'oïdium en plein champ (nécroses) sur feuille de* V. rupestris *var.* du Lot.

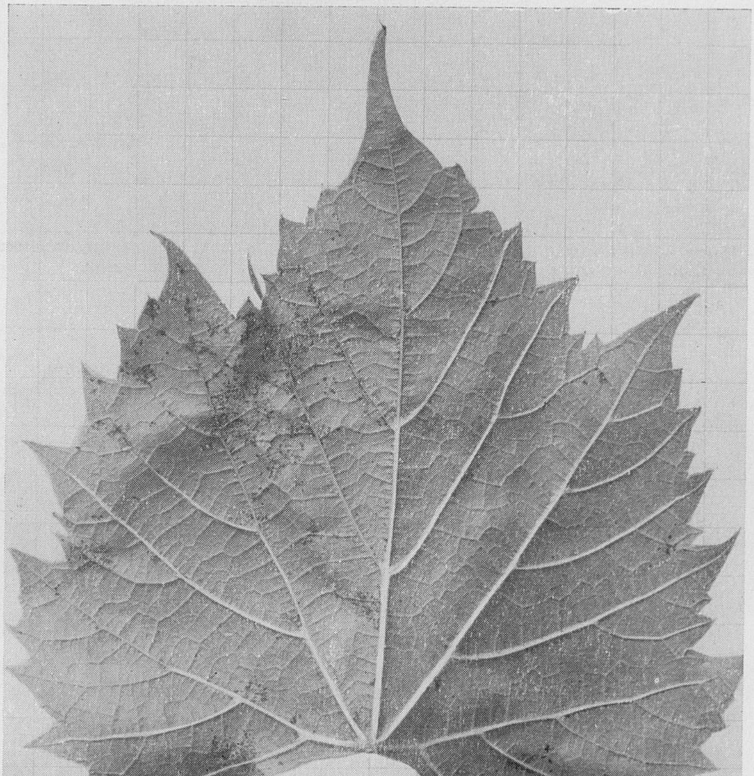


FIG. 14. — *Atteintes d'oïdium en plein champ (nécroses) sur feuille de* V. riparia *var.* Messner n° 7.

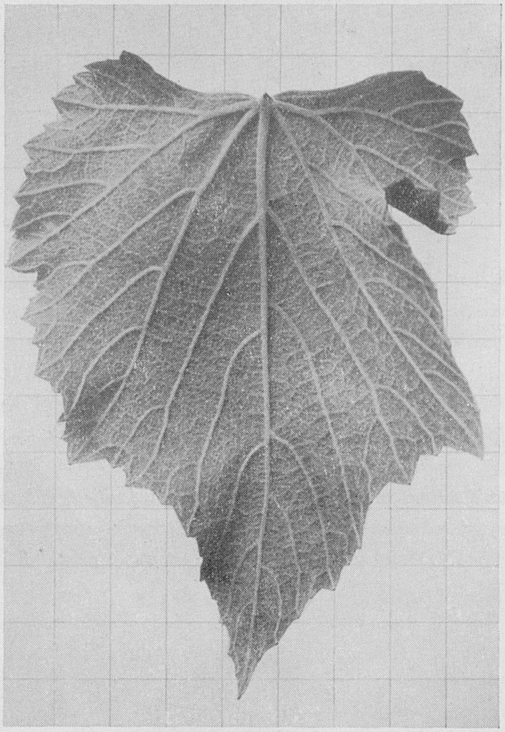


FIG. 15. — *Atteinte d'oïdium en plein champ sur une feuille de* V. cinerea *var.* canescens. *L'atteinte se trouve en haut à droite sur la partie qui forme échancrure.*

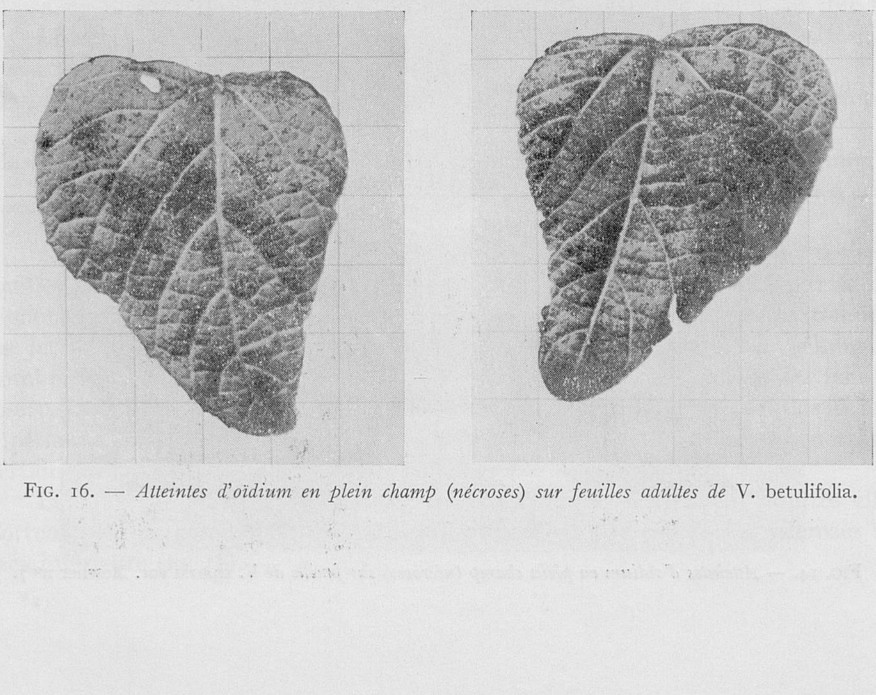


FIG. 16. — *Atteintes d'oïdium en plein champ (nécroses) sur feuilles adultes de* V. betulifolia.

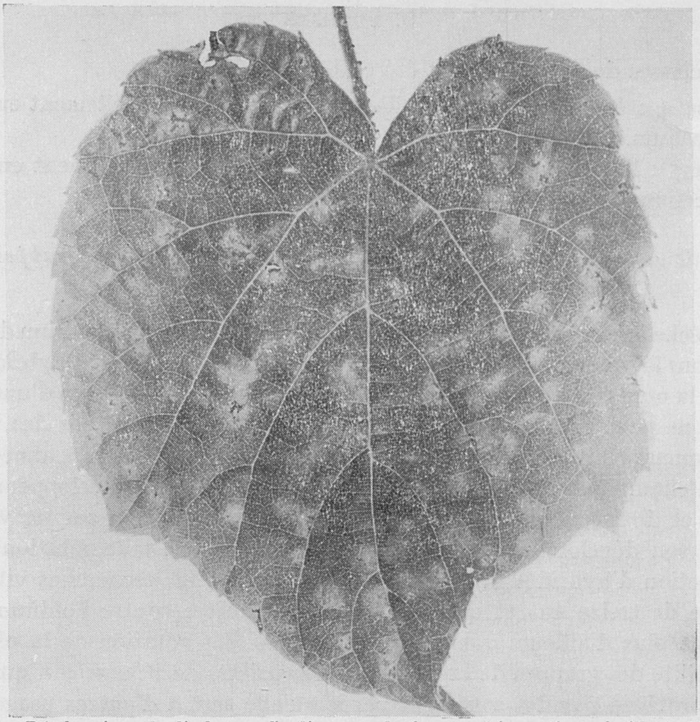


FIG. 17. — *Décolorations du limbe par l'oïdium sur la face supérieure d'une feuille de* V. armata.

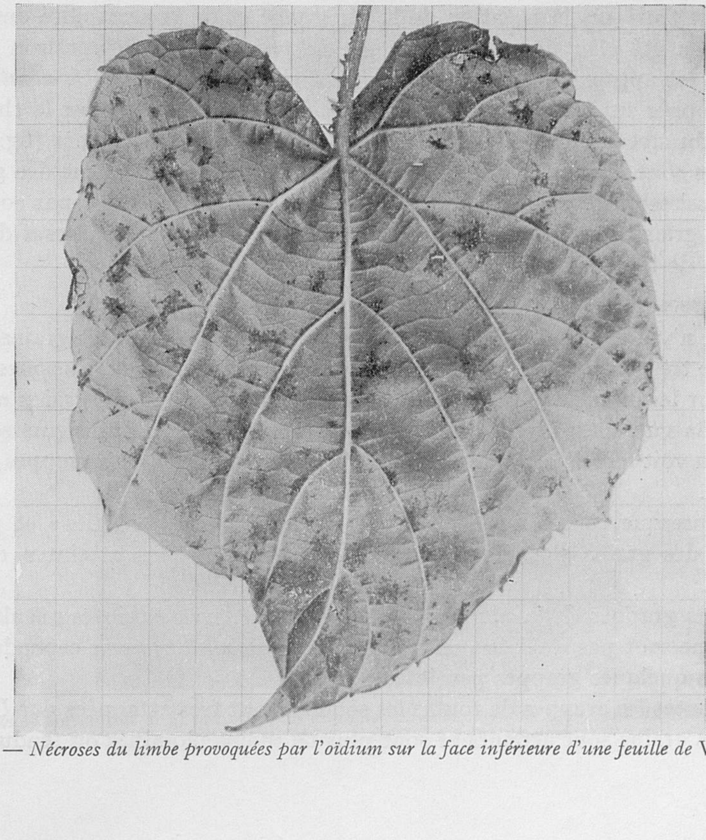


FIG. 18. — *Nécroses du limbe provoquées par l'oïdium sur la face inférieure d'une feuille de* V. armata.

Deux classes de sensibilité ont été établies :

— la classe 4 : les nombreuses feuilles infectées sont partiellement envahies par le mycélium.

— la classe 5 : les très nombreuses feuilles infectées sont totalement envahies par le mycélium.

2° *Échelle de notation de la résistance et de la sensibilité des grappes en plein champ.*

Cette échelle est surtout destinée à préciser la réceptivité à l'oïdium des Vitacées cultivées pour la production de leurs fruits : variétés de *V. vinifera* et hybrides producteurs. Mais la notation de la résistance et de la sensibilité des grappes d'une collection de variétés ne peut vraiment être rationnellement effectuée que sur des plantes qui n'ont reçu aucun traitement contre l'oïdium et cela depuis plusieurs années de façon à ce que le champignon rencontre des conditions optima de développement depuis longtemps, et de façon qu'il soit bien établi dans la collection sur les variétés qui permettent son développement. Nous avons pu faire une telle notation seulement sur la collection d'hybrides producteurs de la Station de Recherches viticoles, collection âgée de treize ans et qui n'a jamais été traitée contre l'oïdium depuis sa création, pas plus d'ailleurs que contre le mildiou. La notation de la résistance et de la sensibilité des grappes de la collection de variétés de *V. vinifera*, qui est nécessairement protégée par des soufrages parce qu'elle sert à d'autres usages, ne peut donner que quelques indications sur les variétés les plus sensibles.

Pendant trois ans la notation de la résistance et de la sensibilité des hybrides producteurs a été effectuée fin juillet, peu de temps avant la véraison des baies, période qui est approximativement la limite à partir de laquelle *U. necator* s'arrête de se développer sur les grains. A ce moment les grains atteints par le champignon présentent du mycélium sur leur surface ainsi que des nécroses brunes (fig. 19 et 20). Ces nécroses sont les points par où commence souvent l'éclatement des grains lors de leur grossissement. C'est d'après le nombre de grappes oïdiées par souche et le nombre de grains atteints par grappe que l'on a pu établir les classes de l'échelle de notation de la résistance et de la sensibilité.

Ces classes sont les suivantes :

Classe 0 : il n'y a aucun développement visible d'*U. necator* sur les grains.

Classe 1 : de très rares grains sur de très rares grappes présentent des zones peu étendues sur lesquelles se développe l'oïdium ; vu leur rareté ces grains n'apparaissent à la vue qu'après un examen attentif des grappes de plusieurs souches.

Classe 2 : on voit facilement quelques grains atteints sur quelques grappes de chaque souche.

Classe 3 : presque toutes les grappes présentent des grains « oïdiés » et près de la moitié des grains sont infectés sur les grappes les plus atteintes de chaque souche.

Classe 4 : les grappes de la plupart des souches sont très atteintes ; seuls quelques grains ne sont pas « oïdiés » sur ces grappes ; on peut trouver cependant sur les souches quelques grappes peu infectées.

Classe 5 : toutes les grappes de toutes les souches sont très attaquées par *U. necator* ; tous les grains sont atteints et sont plus ou moins momifiés ou fendus.

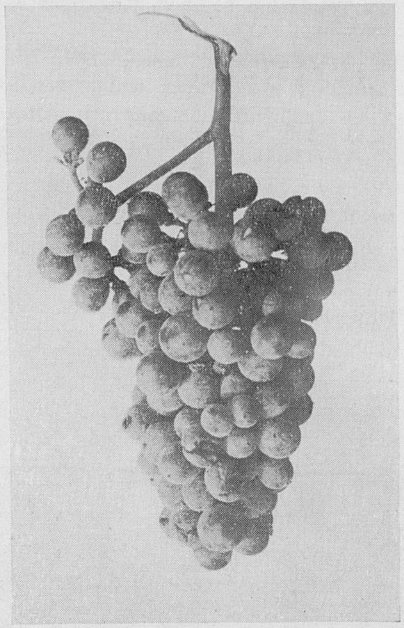


FIG. 19. — *Oïdium sur grappe de l'hybride interspécifique* 5963 *Burdin.*



FIG. 20. — *Coupe tangentielle de la pellicule d'un grain de raisin de l'hybride* 5963 *Burdin atteint par l'oïdium. Remarquer le mycélium et les nécroses des tissus du grain.*

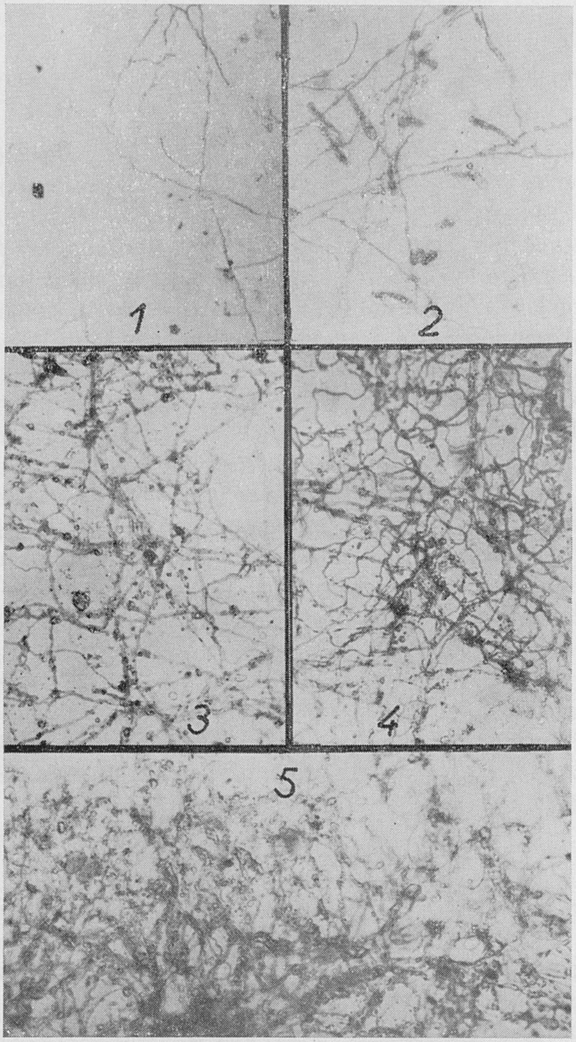


FIG. 21. — *Développement automnal du mycélium d'*Uncinula necator *sur des feuilles de variétés appartenant à des classes de résistance et de sensibilité à l'oïdium différentes : classe* 1 *: Aubun. — Classe* 2 *: Aramon. — Classe* 3 *: Carignan. — Classe* 4 *: Zinfandel. — Classe* 5 *: Petit Bouschet.*

3° *Échelle de notation de la résistance et de la sensibilité des rameaux herbacés.*

Cette notation a été effectuée au mois de juillet en observant la partie inférieure des rameaux au « cœur » des souches. Les dégâts d'oïdium apparaissent sous forme de taches grisâtres ou brunes d'apparence fibrilleuse et radiaire sur leurs bords ; le brunissement est dû à la mort de cellules épidermiques de l'écorce du rameau.

L'échelle de notation comprend les quatre degrés suivants :

Classe 0 : il n'y a pas de traces d'oïdium sur les rameaux qui ont une écorce sans tache.

Classe 1 : on voit quelques traces d'oïdium sur quelques rares mérithalles par souche.

Classe 2 : on voit des traces d'oïdium très nettes sur beaucoup de mérithalles.

Classe 3 : les rameaux ont leurs mérithalles entièrement recouverts d'oïdium ou de nécroses provoquées par l'oïdium.

4° *Échelle de notation de la résistance et de la sensibilité du feuillage en plein champ à l'automne.*

Pendant trois années consécutives nous avons noté le développement d'*Uncinula necator* sur le feuillage adulte et en voie de sénescence des collections de Vitacées de la station de Recherches viticoles. Sur les espèces de Vitacées résistantes ou peu sensibles au mildiou et sur les hybrides interspécifiques qui ne reçoivent jamais de traitement contre *Plasmopara viticola* et *Uncinula necator* on peut dire que l'oïdium avait pu se développer librement durant ces trois cycles végétatifs.

Nous avons pu faire des observations intéressantes en octobre 1958 sur une partie de la collection de variétés de *V. vinifera* qui avait été traitée contre le mildiou à l'aide de Captane et contre l'oïdium par des soufrages jusqu'en juillet ; sur le feuillage de ces variétés l'oïdium a formé du mycélium et des conidiophores durant les mois de septembre et d'octobre, ce qui a permis une notation intéressante.

A cette époque de l'année, dans notre région, l'allure des attaques d'oïdium sur les feilles est bien particulière. En effet, l'oïdium ne se développe que sur leur face supérieure où il forme un lacis mycélien et des conidiophores plus ou moins denses, en plages plus ou moins nombreuses et étendues selon la sensibilité des variétés. Sur les espèces, variétés et hybrides les plus sensibles, mais pas sur tous, il se forme également des périthèces. La couleur blanchâtre du champignon est particulièrement bien visible sur les cépages dont les feuilles rougissent à l'automne. Pour l'apercevoir sur les cépages dont les feuilles sont vertes ou jaunes il faut observer le limbe presque tangentiellement.

La notation a été effectuée en six classes d'après le nombre et l'étendue des plages recouvertes par le mycélium.

Classe 0 : il n'y a pas de trace de mycélium sur la face supérieure des feuilles.
Classe 1 : il y a des plages d'étendue réduite sur quelques rares feuilles.
Classe 2 : il y a des plages plus nombreuses que dans le cas de la classe 1.
Classe 3 : il y a des plages d'étendue limitée sur toutes les feuilles.
Classe 4 : il y a des plages très étendues sur la plupart des feuilles.
Classe 5 : toutes les feuilles sont recouvertes de mycélium.

En plus de l'étendue et du nombre de zones présentant du mycélium ces classes peuvent être caractérisées par la densité du lacis mycélien dans ces zones. On peut voir la variation de celle-ci dans la figure 21 où sont représentées les classes 1 à 5.

b) *Échelle de notation de la résistance et de la sensibilité de feuilles isolées en survie en boîte de Petri.*

Il nous a paru que sur ces feuilles, inoculées par frottement contre les feuilles portant de nombreuses conidies fraîchement formées ou par la pulvérisation d'une suspension très concentrée de conidies, le meilleur critère pour noter la résistance et la sensibilité à l'oïdium est la quantité de mycélium formée sur le limbe.

L'endroit le plus favorable pour noter facilement le développement du mycélium dans la zone inoculée est constitué par les nervures. En effet, au microscope, sur ces organes blanchâtres le mycélium se distingue facilement. Les filaments mycéliens traversant le plus souvent perpendiculairement les nervures, la meilleure façon de noter l'importance du développement du mycélium est de compter le nombre de filaments mycéliens que l'on rencontre sur une longueur donnée de nervure mesurée avec le micromètre oculaire. Il suffit ensuite de rapporter le nombre de filaments mycéliens trouvé à l'unité de mesure.

Les classes de résistance et de sensibilité de l'échelle peuvent être définies de la façon suivante :

Immunité : les conidies d'oïdium germent sur la feuille mais il n'y a aucun développement de mycélium à partir des premiers appressoria.

Classe 1 : Quelques conidies donnent un mycélium qui se développe après que les premiers appressoria se soient formés. Ce mycélium se ramifie peu sur les nervures de la feuille ; dans la zone d'inoculation on voit de temps en temps un filament qui les traverse. Il ne se forme jamais de conidiophores.

Classe 2 : Lorsqu'on observe au microscope la zone inoculée par l'oïdium on constate que quelques filaments mycéliens isolés passent au-dessus des nervures. Il peut se former quelques conidiophores.

Classe 3 : Les filaments mycéliens sont plus nombreux sur les nervures ; on voit facilement à l'œil nu par observation tangentielle de la zone où ont été apportées des conidies des parties de limbe où le mycélium est bien développé et où il apparaît des conidiophores nombreux.

Classe 4 : A partir de la zone d'inoculation le mycélium s'est développé sur toute la feuille et forme de nombreux conidiophores. Il y a de nombreux filaments mycéliens contigus sur les nervures.

Classe 5 : Les nervures sont presque totalement recouvertes de mycélium qui, étendu sur toute la feuille, y forme de très nombreux conidiophores serrés.

La caractérisation des classes de cette échelle d'après le nombre de filaments mycéliens traversant les nervures est la suivante :

CLASSES	0	1	2	3	4	5
	0	0,5	1,2	2,9	4,5	8,3

c) *Échelle de notation de la résistance et de la sensibilité du feuillage de plantes en pots cultivées en serre.*

Nous avons constaté au cours de nos recherches que les conditions optima dans lesquelles on peut le mieux juger le comportement des plantes résistantes à l'oïdium sont réalisées lors de l'inoculation de feuilles en voie de croissance au printemps, *dans une serre très humide et bien ombrée.*

Il suffit alors d'inoculer par frottement avec des feuilles présentant des conidies fraîchement émises, la moitié de la face supérieure de deux jeunes feuilles en voie de croissance par rameau de plante établie en pot, pour voir rapidement, si celle-ci est sensible, le mycélium s'étendre au restant des deux feuilles, au rameau qui les porte et aux autres feuilles de la plante.

Dans ces conditions de milieu et de physiologie de la plante il se produit *toujours*, tout au moins dans le cas des plantes sur lesquelles *Uncinula necator* forme des suçoirs, une émission de conidiophores dont l'importance est directement proportionnelle à la sensibilité.

Les classes de l'échelle de résistance peuvent être ainsi définies lorsqu'on observe les plantes inoculées 15 à 20 jours après l'inoculation.

Immunité : les conidies germent mais ne forment pas de mycélium proprement dit.

Classe 1 : sur les feuilles inoculées il se forme du mycélium qui produit des conidiophores, visibles seulement à la loupe ou au microscope. Le mycélium ne s'étend pas en dehors de la zone d'inoculation ; il n'apparaît pas d'autres points d'infection sur les feuilles inoculées en dehors de la zone où on a apporté des conidies, ni sur les autres feuilles de la plante.

Classe 2 : sur ces feuilles inoculées le mycélium s'étend peu au-delà de la zone d'inoculation. Il se forme des conidiophores en quantité plus grande que dans la classe 1, conidiophores difficilement visibles à l'œil nu. Sur les feuilles il n'apparaît pratiquement pas d'infection à des endroits autres que celui où on a apporté des conidies par frottement. Très rarement on peut voir cependant une zone infectée par le champignon sur une feuille qui n'avait pas été volontairement inoculée.

Classe 3 : les feuilles inoculées présentent un développement du mycélium et une émission de conidiophores importants, bien visibles à l'œil nu sur la partie ayant été en contact avec la feuille « oïdiée » source de l'inoculum.

Mais on voit également du mycélium et des conidiophores sur des zones plus limitées du restant des feuilles inoculées, ces infections s'étant développées à partir de quelques conidies qui étaient tombées accidentellement sur les feuilles au moment de l'inoculation d'une de leurs parties par une grande masse de conidies.

De plus des infections se développent également sur certaines feuilles plus jeunes que les feuilles inoculées et également parfois sur des vrilles et des rameaux.

Classe 4 : Les feuilles inoculées sont pratiquement entièrement envahies par le mycélium qui forme de nombreux conidiophores. De plus les autres feuilles de la plante, les rameaux et les vrilles présentent de l'oïdium.

Classe 5 : Le mycélium et les conidiophores forment un feutrage blanc grisâtre épais sur toutes les feuilles inoculées. Les autres feuilles de la plante, les vrilles et les rameaux sont également très envahis par le champignon.

d) *Relations entre les échelles de notation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium du feuillage des Vitacées dans différentes conditions de milieu.*

Au cours des observations que nous avons effectuées nous avons pu nous rendre compte, comme nous l'avons déjà dit plus haut, que c'était lors de l'infection de feuilles en voie de croissance en serre humide et ombrée que l'on rencontrait les conditions les plus favorables pour que l'oïdium puisse exercer son action parasite. Autrement dit, c'est dans ces conditions qu'une plante est classée le plus sévèrement dans les échelles de notation de la résistance au champignon.

Les conditions d'inoculation de feuilles isolées en boîte de Pétri sont également des conditions très favorables au développement de l'oïdium avec cependant des réserves en ce qui concerne l'émission des conidiophores qui se forment moins facilement que dans le cas précédent. C'est la raison pour laquelle une espèce qui ne présente pas de conidiophores lorsqu'on inocule un certain nombre de ses feuilles en boîte de Pétri, en présentera si la même espèce est inoculée en serre humide et ombrée.

De toute façon, on peut tout de même considérer que la notation en serre humide et ombrée correspond en général avec la notation en boîte de Pétri.

Enfin, les conditions les moins favorables pour tester la résistance des Vitacées sont réalisées par les conditions de plein champ, où le développement d'*Uncinula necator* — parasite externe — est trop soumis aux facteurs climatiques. C'est ainsi qu'en plein champ nombreuses sont les plantes qui ne présentent jamais la moindre attaque d'oïdium si localisée soit-elle, alors qu'elles peuvent être facilement infectées en boîte de Pétri ou en serre et correspondre à la classe 3 des échelles de notation dans ces conditions. Pour la recherche de géniteurs de résistance à l'oïdium la notation du comportement en plein champ à l'égard de *U. necator* n'est donc pas suffisante et il faut obligatoirement faire appel aux deux techniques précédentes si l'on veut connaître exactement les possibilités réelles de développement qu'offre une plante donnée à l'oïdium.

II. — Résultats des notations de la résistance et de la sensibilité à *U. Necator*.

Nous envisagerons la notation du développement de l'oïdium tout d'abord sur le feuillage de quelques Angiospermes et ensuite sur le feuillage, les rameaux et les fruits de Vitacées et de leurs hybrides interspécifiques. Lorsqu'une série de plantes aura reçu plusieurs notations nous comparerons ces notations pour voir s'il y a une relation entre elles.

A. — Angiospermes divers.

Nous avons étudié le développement de conidies d'*U. necator* sur des feuilles isolées en survie de plusieurs Angiospermes. Nous avons constaté que le développement du mycélium n'allait jamais plus loin que la formation d'appressoria par les conidies. Il ne se forme jamais sur elles d'haustoria (suçoirs) proprements dits.

Ces plantes présentent donc une immunité stricte et cela dans toutes les conditions de milieu.

Les espèces inoculées ont été :

Solanum lycopersicum.

Nicotiana tabacum (fig. 22).



FIG. 22. — *Stade de développement atteint par les conidies d'*Uncinula necator *sur feuille de* Nicotiana tabaccum (*à gauche*), *de* Tradescantia albiflora (*au milieu*) *et de* Ricinus communis (*à droite*).

Chenopodium album.

Tradescantia albiflora (fig. 22).

Ricinus communis (fig. 22).

Rosa sp. : rosier cultivé.

Actinidia Sinensis.

B. — VITACÉES.

a) GENRE *Leea.*

Ce genre est considéré comme étant apparenté à la famille des Vitacées.

Des feuilles de *Leea Guinensis* inoculées en boîte de Petri ont reçu la note 1. Il se forme du mycélium mais pas de conidiophores.

b) GENRE *Tetrastigma.*

T. Lanceolarium Planch. (*Cissus carnosa* Lamk.) a reçu la note 1 en boîte de Pétri et 1 en serre. Autrement dit *Uncinula necator* arrive à se développer sur les espèces de ce genre et à y former des conidiophores.

c) GENRE *Cissus.*

C. quadrangularis et *C. incisa* ont été notés 1 en boîte de Pétri et en serre.

Dans les mêmes conditions on n'a pas observé de développement de mycélium sur *C. discolor.*

d) GENRE *Parthenocissus.*

En plein champ les espèces de ce genre ne présentent aucune trace d'attaque d'oïdium (classe O).

P. quinquefolia a reçu la note 1 en boîte de Pétri et 1 en serre.

P. Henryana a reçu la note 3 en boîte de Pétri.

e) GENRE *Ampelopsis.*

En plein champ, au cours de l'été et de l'automne, les espèces de ce genre ne présentent pas d'atteintes d'oïdium (classe 0). Par contre sur leurs feuilles isolées en survie en boîte de Petri, *U. necator* forme du mycélium qui donne très souvent des conidiophores dont la densité varie avec l'espèce et la variété.

Les notes attribuées à une série d'espèces et de variétés inoculées dans ces dernières conditions sont les suivantes :

A. brevipedunculata [1],	coll. E. N. A. M.	XX B-1,	3
—	—	XIX A-6,	4
A. heterophylla	—	XX A-3,	4
—	—	XX A-6,	3
—	—	XX A-7,	1
— var. *citrulloïdes*	—	XX B-2,	2
A. Aegirophylla,	coll. E. N. A. M.	XX B-4,	2
A. aconitifolia	—	XX B-5,	3
—	—	XX B-6,	6
A. serjaniaefolia.	—	XX A-5,	3
—	—	XIX B-7,	1
A. cordata	—	XIX A-5,	2
A. Bodinieri	—	XIX A-7,	3
A. megalophylla	—	XIX B-1,	2
—	—	XX A-1,	0
A. bipinnata	—	XIX B-3,	1
A. orientalis	—	XIX B-4,	4
A. Delavayana	—	XIX B-5,	3
A. micans	—	XIX B-6,	2

f) GENRE *Vitis.*

Nous disposons d'observations effectuées sur les différentes espèces que nous avons en collection. Ces espèces sont souvent représentées par plusieurs variétés. Dans le cas de *V. vinifera* les variétés examinées sont très nombreuses. Nous disposons également d'observations sur des hybrides interspécifiques simples et complexes que nous envisagerons séparément.

1° *Espèces.*

1. *Sous-genre des Muscadiniae* (2 *n chromosomes* = 40).

— *V. rotundifolia.*

Nous cultivons cette espèce uniquement en serre où elle a reçu la note 2 alors qu'en boîte de Petri sa classe de résistance est 1.

(1) Ce genre comprenant des espèces représentées dans les collections de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier par plusieurs variétés sans dénomination précise, nous donnons pour chaque espèce et et variété la situation exacte dans ces collections comme référence éventuelle.

2. *Sous genre des Euvites* (*2n chromosomes* = 38)

α) *Espèces américaines.*

— *V. riparia.*

En plein champ cette espèce est quelque peu atteinte par l'oïdium au printemps. Nous avons constaté que le champignon provoque l'apparition de groupes de nécroses punctiformes brunes visibles sur certains emplacements de la face inférieure des feuilles dont le limbe devient brillant et contourné à ces endroits (fig. 14).

Dans ce cas nous avons vu seulement quelques débris de mycélium. Il n'y a jamais de conidiophores.

La variété de *V. riparia* la plus connue, c'est-à-dire le *Riparia Gloire de Montpellier*, a reçu la note 1 chaque fois que nous l'avons observée en juillet. Parmi les variétés de la collection Ravaz citées dans son ouvrage sur les vignes américaines (1902), certaines sont très résistantes, ne présentant pas de nécroses sur les feuilles en Juillet (23 variétés classées 0) ; il y a 31 variétés classées 1, 4 variétés classées 2 et 2 variétés nettement plus sensibles classées 3 : Riparia belle souche et Riparia bois rouge. Il semble donc y avoir une certaine variation dans la réceptivité à l'oïdium des variétés de *V. riparia.*

Les grappes de toutes les variétés de *V. riparia* ne présentent aucune atteinte d'oïdium.

A l'automne on ne constate aucun développement de mycélium sur la face supérieure des feuilles, toutes les variétés sont alors de la classe 0.

L'inoculation en boîte de Pétri de feuilles isolées en survie a montré que *V. riparia* var. *Gloire de Montpellier* était de la classe 2 et parfois 3.

Enfin l'inoculation en serre humide et ombrée de plantes de cette variété a donné une infection de la classe 3 de l'échelle correspondante (fig 47).

— *V. rupestris.*

En plein champ, en été et en automne, on n'observe pratiquement jamais de traces d'oïdium sur les feuilles et les grappes. Exceptionnellement nous avons vu une fois en plein champ un peu d'oïdium sur une repousse de *V. rupestris* var. *du Lot* qui se développait au cœur d'une souche très atteinte par le parasite (fig. 13).

Lors de l'inoculation de feuilles isolées en survie, *V. rupestris* var. *du Lot* s'est vu attribuer la note 3, de même que lors de l'inoculation de plantes en serre (fig. 48). *V. rupestris* var. *Martin* a été noté 2 en boîte de Pétri.

— *V. Berlandieri.*

En plein champ, en juillet, certaines variétés de *V. Berlandieri* présentent des décolorations circulaires sur la face supérieure des feuilles, la face inférieure étant très brillante à ces endroits avec des nécroses punctiformes brunes. De plus, l'examen microscopique y révèle des conidiophores.

Parmi les variétés de la collection Ravaz, vingt cinq ne présentent aucune trace d'oïdium sur leur feuillage en été et peuvent être considérées comme appartenant à la classe 0.

Il y a vingt variétés de la classe 1 et une variété de la classe 2: le nº 43 Malègue. Comme chez *V. riparia*, il y a donc dans le cadre de cette espèce une certaine variation de la réceptivité à l'égard de l'oïdium.

Les grappes des variétés de *V. Berlandieri* dont le feuillage est le plus atteint ne présentent aucune trace d'oïdium.

A l'automne, quarante et une variétés n'ont pas présenté de développement de mycélium sur la face supérieure de leurs feuilles (classe 0), trois variétés ont été notées 1, et deux variétés ont été notées 2.

Les quelques variétés dont on a inoculé des feuilles en boîte de Pétri paraissent appartenir à la classe 3.

— *V. cordifolia*.

En plein champ, tant en été qu'en automne, cette espèce s'est révélée peu atteinte par l'oïdium. Néanmoins, au mois d'octobre, on trouve souvent du mycélium et des périthèces sur la face supérieure de certaines feuilles âgées de quelques variétés.

Dans tous les cas, les grappes sont indemnes.

Les notes attribuées au feuillage des variétés de *V. cordifolia* dont nous disposons à l'Ecole d'Agriculture de Montpellier sont les suivantes :

	Notation de Juillet	Notation d'Octobre	Notation en boîte de Pétri
V. cordifolia var. mâle	0	2	2
nº 1	0	0	3
nº 9	0	0	3
Davin	0	3	3
Las Sorres	1	3	3
A	0	0	4
B	0	2	3

— *V. aestivalis*.

Les observations effectuées au mois de juillet, à l'automne et en boîte de Pétri montrent que le feuillage des variétés de cette espèce est quelque peu réceptif à l'oïdium. Les grappes par contre sont toujours indemnes.

	Notation de Juillet	Notation d'Octobre	Notation en boîte de Pétri
V. aestivalis var. nº 1	1	0	2
var. nº 2	1–2	0	3
(1 B. 39)	2–3	2	3

— *Autres espèces*.

Dans le tableau 1, nous donnons le comportement à l'égard de *U. necator* en été, en automne, et en boîte de Pétri du feuillage des autres espèces américaines que nous avons en collection.

TABLEAU I

Notation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium du feuillage d'espèces américaines du genre Vitis.

Espèces	Variétés	En plein champ		En boîte de Petri	Observations
		Notation de juillet	Notation d'octobre		
V. Labrusca	Ive's Seedling	0	0		Parmi les variétés de *V. Labrusca* il y a probablement des clones qui sont issus de croisements entre *V. Labrusca* et *V. vinifera*.
	Echionie de Vivie	0	0		
	Isabelle	0	0	3	
	Caroline	0	0	2	
	Israella	0	0		
	Muscadine	0	0		
	Maxatawney	1	0		
	Muncy	1	3	3	
	Logan	0	0		
	Lady Washington	1	0		
	Cassady	1	0		
	Northern précoce	0	0		
	Seneca	1	0		
	Miles	0	0		
	Sylvestre Warre	0	2		
	North Carolina	0	0		
	Hartford prolific	0	0		
	Perkins	0	1		
	Buenos-Ayres	1	0		
	Creveling	1	2		
	Rebecca	2	0		
	Elisabeth	0	2		
	Black Hawk	0	2		
	North America	1	2		
	Early Victor	0	0		
	Hariague	0	0		
	Concord	0	0	4	
V. Lincecumii	Newman	0	0	2	
V. rubra	Toutes variétés	0	0	4	
V. cinerea	Couderc	1-2	0	2	
	Canescens	1-2	0	2	
	Arnold	2	2		
	Davin	0	0		
V. Candicans	Toutes variétés	0	0	1	
V. monticola	Toutes variétés	0	0	3	
V. Arizonica		1	0	5	
V. coriacea		1	0	2	
V. Simpsoni		2	0	2	
V. Champini		0	2		
V. Girdiana		1-2	0	3	
V. Doaniana		0	0	2	

β) *Espèces asiatiques.* — Leur comportement en plein champ et en boîte de Pétri à l'égard d'*U. necator* est donné dans le tableau 2.

On peut voir en particulier que pour certaines espèces il y a des différences considérables entre les deux notations de plein champ.

γ) *Espèce européenne : V. vinifera.* — Sur une partie de la collection de variétés de *V. vinifera* de l'Ecole nationale d'Agriculture de Montpellier, nous avons pu faire en 1958 plusieurs notations de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium. Cette année là 161 variétés avaient été traitées jusqu'au mois de juillet par du Captane

TABLEAU 2

Notation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium du feuillage d'espèces asiatiques du genre Vitis.

Espèces	En plein champ		En boîte de Petri
	Notation de juillet	Notation d'octobre	
V. Coignetiae	0	4	2
V. Thunbergii	0	3	4-5
V. Romaneti	0	2-3	3
V. Piazezkii	2-3	2	2
V. Pagnucii	3	4	3
V. armata	5	0	5
V. Wilsonae	0	0	4
V. Davidii	5	4-5	5
V. pubescens	4	3	2
V. flexuosa	0	0	2
V. betulifolia	3-4	0	3
V. reticulata	0	0	0

contre *Plasmopara viticola* et par trois soufrages contre *Uncinula necator*. Les notations ont été effectuées en automne et ont porté sur la résistance et la sensibilité du feuillage adulte, des grappillons formés par les entre-cœurs et des extrémités non aoûtées des rameaux (voir tableau 3).

Les grappillons dont la nouaison des baies a eu lieu durant le mois de juillet n'ont été, à partir de cette époque, nullement protégés contre l'oïdium puisque les soufrages étaient arrêtés. Ils ont en conséquence subi les attaques du champignon dont le développement a été favorisé cette année là par les conditions climatiques. La notation de leur comportement vis à vis de l'oïdium donne une idée de la sensibilité ou de la résistance des grappes à *Uncinula necator*. Cependant l'échelle de notation qui a été utilisée est beaucoup moins discriminatoire que celle employée pour noter le développement de l'oïdium sur les grappes principales. Cette échelle comprend les quatre classes suivantes :

Classe 0 : pas de traces d'oïdium sur les grains de tous les grappillons des souches d'une variété.

Classe 1 : quelques nécroses noirâtres sont visibles sur certains grains, qui n'ont pas éclaté, de certains ou de tous les grappillons.

Classe 2 : une grande partie des grains sont nécrosés et éclatés sur tous les grappillons.

Classe 3 : tous les grains sont éclatés ou momifiés sur l'ensemble des grappillons.

De l'examen du tableau 3, il ressort que les cépages notés les plus résistants à l'oïdium parmi les 161 variétés de *V. vinifera* que nous avons pu observer dans les conditions de l'automne sont :

— en premier lieu l'*Aubun*,

TABLEAU 3

Notation de la résistance et de la sensibilité à l'Oïdium de 161 variétés de V. vinifera.

A = notation du feuillage le 24 octobre 1958.
B = notation des extrémités des rameaux le 20 novembre 1958.
C = notation des grappillons le 20 novembre 1958.

Variétés	A	B	C
Aramon noir glabre	2	0	
Aramon noir pubescent	2	0	
Aramon cotonneux	2	0	0
Aramon gris	2	0	
Aramon blanc	2	0	
Carignan noir	3	1	2
Carignan gris	3	1	
Carignan blanc	3	1	
Carignan découpé	3	1	2
Muscat Frontignan glabre	1	2	
Muscat Frontignan duveteux	1	2	
Muscat blanc d'Alsace	1	1	
Muscat découpé de Die	2	3	
Muscat rose d'Alsace	1	3	
Muscat noir	1	1	
Terret noir	0	0	0
Terret gris	2	0	0
Terret blanc	1	0	0
Piquepoul noir	4	1	
Piquepoul gris	4	1	
Piquepoul blanc	4	3	
Aspiran noir	5	0	2
Aspiran blanc	4	2	
Cinsaut noir glabre	4	0	
Cinsaut noir pubescent	3	0	
Œillade noire	5	0	3
Œillade blanche	2	0	
Alicante Bouschet	4	3	
Petit Bouschet	5	2	
Grand noir de la Calmette	3	2	
Morrastel Bouschet	3	3	
Bobal	2	1	3
Listan blanc	2	1	
Beni Carlo	5	1	2
Tokay	2	2	
Clairette Blanche	3	1	
Clairette rose	2	0	
Grenache noir	3	3	
Grenache gris	3	3	0
Grenache rose	3	2	0
Grenache blanc	3	3	0
Grenache gros	3	1	
Tourbat	3	1	1
Macabeu vrai	3	1	
Macabeu Panse	3	2	
Macabeu à gros grain	1	0	
Malvoisie des Pyrénées-Orientales	2	0	
Carcasès	4	2	3
Zinfandel	4	0	0

TABLEAU 3 *(suite)*

Variétés	A	B	C
Peyral	2	0	0
Cerisette Charles	4	2	
Listan	5	2	3
Calitor noir	2	0	
Calitor blanc	2	0	
Mourvèdre	3	0	
Aubun	1	0	
Brun Argenté	5	3	3
Muscardin	3	0	3
Plant droit	2	1	
Rouza blanc	2	1	0
Bonne Vituaigne	3	2	
Petit Ribier	3	1	
Petit Blanchon	3	1	
Pougnet	4	1	
Gros Ribier	4	2	3
Moulas noir	4	3	
Mançonnet	3	3	
Roussaou	4	1	
Raisaine	2	1	
Chatus	5	3	3
Chatus d'Espagne	5	3	
Bourrisquou	2	0	0
Petit Pougayen	4	0	
Brayades	3	1	
Chichaud	3	0	
Cornet	4	0	
Dureza	5	1	
Lardot	2	2	1
Proueral	2	0	0
Petite Syrah	4	1	
Grosse Syrah	2	1	
Syramuse	5	3	
Ugni blanc	3	1	2
Ugni rose	4	2	
Pascal blanc	2	3	3
Pascal noir	3	3	
Bouteillan noir	3	3	2
Bouteillan blanc = Colombeau	1	0	1
Mayorquin blanc	2	2	
Téoulier blanc	3	2	
Téoulier noir	3	1	
Monicle	2	2	2
Trouillère	3	0	0
Tibouren noir	5	1	2
Tibouren blanc	3	2	2
Gaspard	5	1	
Estaca Saouma	5	1	3
Brachet noir	5	3	3
Fuella	4	3	
Négrette	2	0	
Rolle	2	0	
Blancaire	2	0	
Sauvaget	1	0	
Cayan	1	0	

TABLEAU 3 *(suite)*

Variétés	A	B	C
Vermentino	2	0	1
Riminese	3	0	
Sciacarello	4	0	
Verdelho de Madère	1	0	
Folle blanche	2	1	
Folle blanche de la Loire-Inférieure	3	2	
Gros Plant	2	2	0
Montils blanc	3	1	
Bon blanc	4	2	
Guignard de Saintours nº 1 *b*	3	1	
Guignard de Saintours nº 2 *n*	1	1	
Balzac blanc	3	2	
Balzac noir	4	3	
Colombard entier	3	1	
Colombard découpé	3	2	
Moquet noir	2	2	
Egrenant	3	2	
Cabernet franc nº 8	4	2	1
Cabernet franc nº 4	3	2	1
Cabernet franc nº 20	4	2	1
Fer Servadou	4	1	
Gros Verdot Colon	5	1	
Fenouille	3	3	
Merlot noir	3	2	2
Sémillon	2	1	
Muscadelle	4	2	
Muscadelle	4	3	
Blanc Auba	2	0	
Merlot blanc	3	2	
Merlot blanc	3	1	
Carménère	4	1	
Blanc Laffite	3	0	
Prolongeau	3	2	
Saint-Macaire	4	2	
Sauvignonasse	3	1	
Metternich blanc	3	3	
Carménère	3	0	
Cabernet Sauvignon	3	0	
Pardotte	3	2	
Petit Verdot	3	1	
Monbadon	3	2	
Aubet	4	3	
Prunalet	3	2	
Mancin	3	1	
Pignon	3	2	
Palougué	2	0	
Arrouya	4	2	
Tardif	4	1	
Ahumat blanc	4	3	1
Camaralet blanc	3	1	
Aouillat blanc	1	0	
Arouffiat découpé	3	0	0
Blanc Dame	3	2	
Camaraou	3	0	0
Camaraou noir	3	1	
Claverie	4	2	
Courbu rouge	3	1	

— ensuite les *Terrets*, le *Macabeu à gros grains*, le *Bouteillan blanc* ou *Colombeau, le Cayan, le Verdelho de Madère, l'Aouillat blanc.*

TABLEAU 4

Classement de 45 variétés de V. vinifera *d'après la notation de la résistance et de la sensibilité de leurs feuilles en octobre et la notation de leurs grappillons à la même époque.*

		Feuilles adultes					
		0	1	2	3	4	5
Grappillons	0	1	1	7	6	1	
	1		1	2	2	3	
	2			1	6		3
	3			2	1	2	6
Total		1	2	12	15	6	9

Pour déterminer les relations qui existent entre ces notations nous avons établi les deux tableaux 4 et 5 où sont classées 45 variétés de *V. vinifera* pour lesquelles on dispose de notations de la résistance et de la sensibilité des feuilles adultes, des rameaux et des grappillons.

TABLEAU 5

Classement de 45 variétés de V. vinifera *d'après la notation de la résistance et de la sensibilité de leurs rameaux et la notation de leurs grappillons en automne.*

		Rameaux			
		0	1	2	3
Grappillons	0	11	1	2	2
	1	2	1	4	1
	2	1	5	3	1
	3	2	2	3	4
Total		16	9	12	8

L'examen des tableaux 4 et 5 montre que c'est seulement lorsqu'une variété a ses feuilles adultes notées 0 ou 1 ou 2 et ses rameaux 0 à l'automne que les grappillons de cette variété, *et très probablement ses grappes*, ont de fortes chances d'être assez résistants à l'oïdium. En conséquence, il semble que pour des plants de semis non encore à fruit, issus de variétés de *V. vinifera*, et parmi lesquels on cherche à

sélectionner rapidement des plantes peu sensibles à l'oïdium, on a intérêt à traiter contre le mildiou (*Plasmopara viticola*) jusqu'en octobre avec du Zinèbe. En effet ce fongicide ne gênant pas le développement de l'oïdium on peut repérer facilement les plants ne présentant pas d'oïdium sur leurs feuilles ou n'en présentant que très peu. On peut également repérer les plants dont les rameaux n'ont aucune trace d'oïdium. Cette sélection peut très bien se faire dès l'année du semis ou l'année suivante en pépinière. Elle peut aussi être effectuée plus tard lorsque les plants de semis sont établis en vigne en plein champ.

En 1959, nous avons pu effectuer une série d'observations supplémentaires sur une collection comportant vingt neuf variétés de *V. vinifera* parmi les plus cultivées dans les vignobles français. Cette collection n'a jamais reçu au cours de cette année culturale de traitement contre l'oïdium et elle a été protégée contre le mildiou par des traitements au Captane. Nous avons noté au mois de juillet le développement de l'oïdium sur le feuillage en voie de croissance et sur les grappes. Les résultats de ces notations sont donnés dans le tableau 6.

TABLEAU 6

Notation de la résistance et de la sensibilité du feuillage en voie de croissance et des grappes de vingt neuf variétés de V. vinifera *parmi les plus cultivées dans le vignoble français.*

Variétés	Feuilles juillet	Grappes juillet
Aramon	2	1
Grenache	0	0
Alicante Bouschet	3	2
Carignan	4	4
Grand Noir	2	0
Morrastel Bouschet	3	1
Syrah	1	0
Chasselas	2	1
Sémillon	2	0
Muscat de Frontignan	3	3
Ugni blanc	3	2
Clairette	2	0
Cinsaut	3	0
Jurançon	2	0
Cabernet Sauvignon	3	3
Cot	3	0
Merlot	3	2
Cabernet	2	0
Poulsard	2	0
Sauvignon	2	0
Chenin	2	2
Pinot franc	2	1
Gamay	2	1
Gamay fréau	2	0
Chardonnay	3	0
Piquepoul	2	2
Mauzac	1	2
Folle Blanche	3	0
Aubun	1	0

Dans le tableau 7, où les variétés sont classées d'après les deux notations qu'elles ont reçu, on peut voir que seules les variétés dont le feuillage a été en juillet noté 0 et dans une moindre mesure 1 et 2 ont eu des grappes indemnes ou peu atteintes par le champignon.

TABLEAU 7

Classement de vingt neuf variétés de V. vinifera *d'après la résistance et la sensibilité à l'oïdium de leur feuillage en voie de croissance et de leurs grappes.*

		Notation des feuilles en juillet					
		0	1	2	3	4	5
Grappes	0	1	2	8	4		
	1			4	1		
	2		1	2	3		
	3				2		
	4					1	
	5						
Total		1	3	14	10	1	

2° *Hybrides interspécifiques du genre Vitis.*

Il s'agit d'une part d'hybrides interspécifiques simples et d'autre part d'hybrides interspécifiques complexes, ces derniers étant ce que l'on appelle des « hybrides producteurs ».

1. *Hybrides interspécifiques simples.*

Nous avons effectué sur ces hybrides des notations de la résistance et de la sensibilité de leur feuillage en juillet et en octobre. Nous allons envisager, d'une part les croisements dont les descendants ont été notés 0 à toute époque, d'autre part les croisements dont les descendants ont présenté des attaques d'*U. necator* et pour ces derniers nous donnerons le détail des variétés examinées.

a) *Croisements dont les descendants appartiennent à la classe* 0. — *Riparia-Rupestris* ; *Berlandieri-Rupestris* ; *Berlandieri-Riparia-Rupestris* ; *Berlandieri-Candicans* ; *Rupestris-Candicans* ; *Cordifolia-Riparia* ; *Cordifolia-Riparia-Rupestris* ; *Arizonica-Rupestris* ; *Vinifera-Monticola* ; *Vinifera-Candicans* ; *Vinifera-Labrusca-Riparia* ; *Vinifera-Labrusca-Aestivalis-Cinerea-Riparia* ; *Monticola-Riparia* ; *Monticola-Rupestris* ; *Labrusca-Riparia* ; *Labrusca-Lincecumii* ; *Labrusca-Aestivalis-Cinerea* ; *Cinerea-Rupestris-Riparia.*

b) *Croisements dont les descendants ont présenté des dégâts causés par* U. necator. — *Cordifolia-Rupestris.*

Les clones observés sont :

107-11 Millardet et de Grasset : noté 0 en juillet, 0 en octobre.
Sioux : noté 0 en juillet, 0 en octobre
Jardin : — 0 — 0 —
nº 1 de Grasset : — 0 — 1-2 —

— *Cordifolia-Riparia-Rupestris.*

106-8 Millardet et de Grasset : noté 0 en juillet, 2 en octobre.

— *Cinerea-Rupestris.*

Sur deux descendants notés 0 en juillet, un a été noté 0 en octobre, l'autre 3.

— *Candicans-Riparia-Rupestris.*

Onze descendants appartiennent à la classe 0, ceux qui ont été atteints étant :

Solonis : noté 0 en juillet, 1 en octobre
Moobetie : — 0 — 2 —
Novo Mexicana : — 0 — 2 —

202-4 Millardet et de Grasset : noté 1 en juillet, 0 en octobre.
1615 C. : noté 1 en juillet, 0 en octobre.

— *Aestivalis-Riparia.*

Les clones observés sont :

Hybride Azémar : noté 1 en juillet, 0 en octobre.
Aestivalis fructifère : noté 0 en juillet, 0 en octobre.
189-16 Millardet et de Grasset : noté 2 en juillet, 0 en octobre.

— *Berlandieri-Riparia.*

Quatorze descendants ont été notés 0, le 45 E. M. a été noté 1 en juillet et en octobre et le 161-49 a été noté 1 en juillet et 2-3 en octobre.

— *Labrusca-Aestivalis.*

Les clones examinés ont été :

Catawba : noté 1 en juillet, 0 en octobre
Iona : " 1 " 0 "
Bayley : " 0 " 0 "
York Madeira : " 0 " 0 "
Diana : " 0 " 0 "

— *Vinifera-Labrusca.*

Les clones examinés ont été :

Senasqua : noté 0 en juillet, 2-3 en octobre
Gœthe nº 1 : — 0 — 1 —
Black Eagle : — 0 — 0 —
Salem : — 0 — 0 —
Triumph : — 0 — 2 —
32 Rogers : — 3 — 0 —
44 Rogers : — 0 — 0 —

— *Vinifera-Labrusca-Aestivalis.*

Les clones examinés ont été :

Marie Wylie nº 6 : noté 0 en juillet, 3 en octobre

Jacquez à longues grappes : noté 0 en juillet, 0 en octobre.

— *Vinifera-Aestivalis-Cinerea.*

Cunningham :	noté	1	en juillet,	2	en octobre
Purple favorite :	noté	1	en juillet,	3	en octobre
Bottsi :	—	1	—	0	—
Rulander :	—	0	—	0	—
Baxter :	—	0	—	0	—
Pauline :	—	0	—	0	—
Jacquez à gros grain :	noté	0	en juillet,	0	en octobre
Louisiana :	—	0	—	0	—
Alvey :	—	0	—	0	
Telegraph :	—	0	—	0	—

— *Vinifera-Berlandieri.*

41 B :	noté	0	en juillet,	0	en octobre
Berlandieri-Colombard nº 1	—	0	—	3	—
— nº 2	—	0	—	2	—
— nº 3	—	0	—	0	—
333 E. M. :	—	0	—	2-3	—
57 Malègue :	—	0	—	3	—

— *Vinifera-Berlandieri-Rupestris.*

150-9 Malègue :	noté	0	en juillet,	0	en octobre
150-13 — :	—	0	—	2	—

— *Vinifera-Cordifolia.*

98-76 Couderc : — 0 — 3 —

— *Vinifera-Cinerea.*

Roussanne-Cinerea : noté 0 en juillet, 4 en octobre

— *Vinifera-Riparia.*

142 E. M. :	noté	0	en juillet,	0	en octobre
595 Oberlin :	—	3	—	3	—
604 — :	—	4	—	3	—
605 — :	—	4	—	4	—
702 A — :	—	4	—	4	—
782 — :	—	3	—	2	—

— *Vinifera-Rupestris.*

Vingt quatre descendants ont été notés 0 en juillet et octobre ; le 4101 C (Bourrisquou × Rupestris) a été noté 1 en octobre.

2. *Hybrides interspécifiques complexes.*

Nous entendons par là les hybrides producteurs dont l'origine génétique est presque toujours complexe et la plupart du temps inconnue ou connue d'une façon

incomplète. Les espèces qui entrent dans la composition de ces hybrides sont : *V. vinifera, V. rupestris, V. Lincecumii, V. aestivalis, V. Labrusca, V. riparia, V. cinerea, V. cordifolia, V. Berlandieri.*

Les résultats de la notation de la résistance et de la sensibilité à *U. necator* de leur feuillage en voie de croissance, de leurs grappes et de leurs rameaux en juillet ainsi que celle de leur feuillage adulte en octobre sont donnés dans le tableau 8.

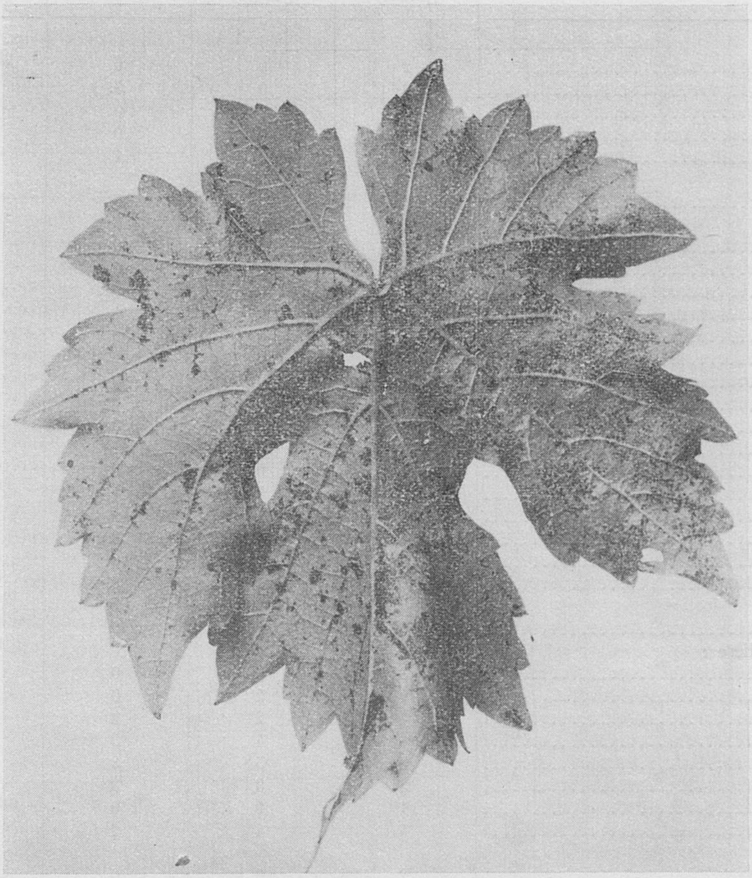


FIG. 23. — *Atteintes d'oïdium en plein champ sur l'hybride interspécifique très sensible* 19-421 *Seyve-Villard. Remarquer le grand nombre de nécroses.*

Lors de la notation de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium du feuillage au mois de juillet nous avons fait les constatations suivantes. Sur les clones hybrides très peu sensibles à *U. necator*, les atteintes se présentaient sur la face inférieure des feuilles comme des zones de limbe brillantes, d'étendue peu importante, et dans lesquelles on distinguait des nécroses punctiformes. Chez les clones hybrides assez sensibles, les attaques d'oïdium provoquaient sur les jeunes feuilles et les feuilles adultes la formation de nécroses brunes (fig. 23) analogues à celles qui apparaissent chez une espèce comme *V. riparia*. Enfin les plantes très sensibles avaient des jeunes feuilles présentant du mycélium et des conidiophores sur leur face inférieure et parfois

TABLEAU 8

Notation de la résistance à l'oïdium (Uncinula necator) *d'une collection d'hybrides interspécifiques dits « Hybrides producteurs directs ».*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Baco :				
1	2	0	0	0
2-16	2	0	0	2
22 A	2	1	0	2
37-16	0	0	0	0
Estellat	1	0	1	1
Beyer :				
2	3	0	0	2
Burdin :				
1 585	2	3	0	3
4 077	1	0	0	0
4 503	1	0	0	3
4 650	0	0	1	0
4 655	1	0	0	0
4 672	0	0	2	2
4 687	1	0	0	1
4 716	3	0	0	5
5 201	0	0	0	2
5 440	0	0	1	2
5 540	1	0	0	2
5 960	2	0	1	2
5 963	3	4	1	3
6 055	0	0	0	2
6 154	3	0	0	3
6 541	3	4	3	2
Castel :				
196-37	0	0	0	0
Chambeaudière :				
442	3	3	0	0
426	1	2	0	2
540	4	2	2	0
1 336	3	4	3	3
1 337	3	5	3	2
2 349	3	3	3	0
1 375	1	0	0	0
1 391	4	4	2	3
Couderc				
2	2	0	0	2
3	3	2	2	4
4	5	3	3	5
5	2	3	3	1
8	2	0	0	0
9	1	1	0	0
10	2	4	1	0
12	2	0	0	0
13	1	2	0	0
14	1	0	0	3
15	0	0	0	0
16	1	0	0	0
17	2	0	0	0
18	1	0	0	0
19	1	0	0	3
20	1	1	0	2

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Couderc				
21	1	1	0	0
22	1	0	0	0
24	0	0	0	2
25	3	0	0	3
633 H	5	5	3	3
4 401	3	4	2	3
7 120	3	0	0	3
Emon :				
9	1	1	0	0
Gaillard				
2	0	0	0	0
Galibert :				
114-12	1	2	1	2
115-22	1	0	0	2
133-6	1	0	0	2
153-11	1	0	0	3
155-9	1	0	1	1
155-11	0	1	0	2
201-5	0	0	0	2
221-31	1	0	0	2
238-35	2	0	0	4
239-34	2	0	0	4
239-36	2	0	0	1
255-10	2	0	0	3
256-28	0	0	0	0
261-11	2	0	0	2
261-12	1	1	0	3
261-13	3	4	2	4
Guilly :				
Excelsior	0	0	0	0
Humbert :				
3	0	2	0	0
Joussely :				
1	1	2	0	2
2	0	0	0	2
Jurie :				
580	4	4	0	1
Kühlmann :				
65-1	1	0	2	2
149-3	0	0	0	0
187-1	1	0	1	1
188-2	0	1	1	0
191-2	0	0	0	2
192-2	2	3	2	3
193-2	1	0	0	0
193-3	0	0	0	0
237-1	0	0	0	2
237-2	1	1	0	2
252-1	2	1	0	2
252-3	0	0	0	0
267-1	1	0	1	0
272-1	0	0	0	0
275-2	0	0	0	0
277-2	0	1	0	0
278-2	0	0	0	0
296-1	0	0	0	0

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Kühlmann				
319-3	1	1	0	0
477-1	3	0	0	2
Landot :				
204	3	0	0	0
234	3	0	0	0
244	1	0	0	0
301	4	3	3	2
304	2	0	1	0
508	1	2	1	2
540	1	3	0	1
562	5	3	0	0
760	5	5	3	3
790	4	5	3	2
1 674	5	4	2	2
1 678	3	3	1	2
1 680	3	3	0	3
2 281	1	0	0	0
2 282	2	0	0	0
2 283	1	0	1	1
2 291	0	4	3	3
2 380	4	1	1	3
2 517	0	0	0	1
Meynieu :				
1	1	0	0	2
3	2	0	0	0
6	1	0	1	0
Oberlin :				
595	3	1	1	3
604	4	0	0	3
605	4	0	0	4
702 A	4	0	0	4
782	3	0	0	2
Seibel :				
1	0	0	0	2
128	2	1	0	3
156	2	0	0	2
880	3	2	0	0
1 000	2	1	0	3
2 003	2	1	0	3
2 007	1	1	0	3
2 653	1	1	0	1
3 021	2	2	0	0
4 111	3	1	0	0
4 629	1	1	0	1
4 643	2	0	0	2
4 646	3	3	0	0
4 681	0	0	0	2
4 762	3	0	0	2
4 877	2	0	0	0
4 955	3	1	0	2
4 986	3	2	0	0
4 991	4	5	3	3
4 995	3	3	1	0
5 001	3	0	0	3
5 061	5	5	3	2
5 163	2	2	1	2

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Seibel :				
5 279	2	0	0	0
5 351	1	0	0	0
5 409	2	0	0	0
5 437	2	0	1	0
5 450	1	0	0	3
5 455	2	0	0	1
5 474	0	0	0	3
5 575	2	0	0	0
5 593	1	0	0	0
5 689	1	1	0	3
5 717	1	1	0	0
5 778	1	0	0	1
5 813	1	1	0	4
5 860	2	1	0	3
5 897	3	1	1	0
5 898	0	0	0	0
5 912	1	0	0	0
5 915	1	0	0	0
6 045	1	0	0	0
6 086	2	3	2	3
6 092	1	0	0	0
6 093	1	1	0	1
6 170	3	0	0	3
6 288	0	0	0	0
6 339	4	2	1	0
6 468	1	0	0	2
6 606	1	1	0	0
6 623	2	2	0	0
6 740	3	1	1	3
6 746	2	2	1	3
6 905	1	1	1	0
6 906	1	3	1	0
6 980	4	3	0	3
7 001	3	2	1	0
7 044	1	1	0	3
7 053	3	4	2	3
7 122	3	2	3	0
7 144	3	3	0	3
7 157	1	0	0	1
7 162	3	2	0	3
7 311	4	5	3	0
7 319	1	1	0	3
7 324	0	1	0	0
7 347	0	0	0	0
7 574	1	0	0	2
7 603	2	2	0	0
7 606	3	0	0	0
7 871	1	1	0	0
7 882	2	1	0	3
7 892	3	0	0	0
7 984	3	4	1	0
8 120	1	0	0	3
8 214	1	0	0	0
8 217	2	1	0	3
8 229	1	0	0	0
8 243	1	0	0	3

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Seibel :				
8 337	1	0	0	3
8 357	2	0	0	2
8 380	4	4	1	3
8 402	3	2	1	0
8 602	3	1	0	3
8 616	2	4	0	4
8 704	2	1	0	0
8 718	2	3	1	4
8 724	3	4	2	5
8 745	3	0	0	3
8 748	2	0	0	4
8 764	3	1	0	3
8 786	1	3	0	1
8 820	2	0	0	2
8 906	2	0	0	2
8 916	3	3	0	2
8 974	4	5	1	2
9 045	4	3	0	1
9 110	3	3	1	1
9 249	4	5	2	0
9 549	3	3	0	0
10 027	4	4	0	0
10 033	2	2	0	0
10 096	3	2	0	0
10 123	3	0	0	2
10 417	2	0	0	2
10 793	1	0	0	0
10 809	1	0	0	0
10 868	1	0	0	0
10 878	0	0	0	0
11 027	0	0	0	2
11 257	4	1	1	0
11 259	1	1	0	2
11 342	1	0	0	0
11 437	3	0	0	0
11 486	1	0	0	1
11 697	1	0	0	0
11 701	3	0	0	0
11 705	3	1	1	0
11 803	2	0	0	0
11 929	3	0	0	2
12 242	3	0	0	2
12 393	1	0	0	1
13 047	1	0	0	0
13 669	2	1	1	0
13 680	3	2	1	3
13 682	3	2	1	3
13 693	3	0	0	4
13 694	3	1	1	2
13 695	3	1	0	3
13 846	3	1	0	3
14 114	3	2	0	3
14 117	3	3	2	4
14 189	2	2	1	3
14 266	1	0	0	0
14 326	1	0	0	0

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (Octobre)
Seibel :				
14 404	2	0	0	0
14 483	1	1	0	3
14 514	1	3	2	2
14 526	3	0	0	3
14 572	3	0	0	0
14 596	3	1	0	0
14 638	3	3	3	3
14 639	1	0	0	3
14 654	3	1	0	2
14 660	2	0	0	0
14 662	0	0	0	0
14 664	3	3	0	1
14 676	0	1	0	2
14 866	2	0	0	1
14 937	1	0	0	0
14 994	1	0	0	3
14 995	2	1	0	0
15 024	2	0	0	0
15 027	3	2	0	0
15 051	3	1	0	0
15 062	3	4	2	1
15 245	3	0	0	0
Péage :				
5-10	4	4	3	2
Perbos :				
48	3	5	0	0
81	2	1	0	2
82	4	4	1	0
137	1	0	0	4
Perraton :				
34	5	5	3	4
36	5	5	3	5
Ravat :				
6	5	5	3	5
8	4	1	0	0
13	2	1	1	1
15	5	3	0	3
16	2	0	0	0
34	4	1	3	4
51	3	2	0	2
253	4	0	0	3
262	1	0	0	2
327	1	0	0	0
Rudelin :				
3	5	5	1	0
Bertille Seyve :				
872	0	0	0	5
2 400	0	0	0	5
2 667	1	0	0	0
2 846	3	2	1	5
2 862	2	2	0	3
3 310	3	0	0	3
3 408	1	0	0	1
3 411	3	0	0	3
4 825	1	2	1	0
5 563	1	0	0	0

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Bertille Seyve :				
6 264	0	0	0	2
6 283	3	0	1	3
Joannès-Seyve :				
9-149	0	0	0	0
11-369	1	0	0	0
12-426	3	0	0	0
12-428	1	0	0	0
12-448	1	1	0	0
13-733	3	0	0	0
13-756	3	0	0	0
14-928	3	0	0	0
14-982	0	0	0	0
15-875	1	0	0	3
16-150	2	0	0	2
23-284	0	0	0	0
23-416	1	0	0	3
24-397	0	0	0	0
24-398	0	0	0	0
24-610	1	1	0	0
24-614	2	1	0	0
24-651	1	1	1	0
25-444	0	4	2	1
25-874	3	0	0	3
26-205	3	1	0	0
26-482	0	0	0	0
26-487	0	0	0	3
26-490	0	0	0	3
26-627	0	0	0	0
26-649	1	4	0	3
26-654	1	1	0	3
26-674	0	0	0	0
26-924	1	0	0	0
Seyve-Villard :				
1-72	1	0	0	0
3-160	2	2	0	0
5-247	0	0	0	0
5-276	0	0	0	0
7-111	0	0	0	0
7-135	1	0	0	2
10-271	0	0	0	0
10-300	2	0	0	0
10-319	1	0	0	0
10-347	2	0	0	0
11-318	0	0	0	0
12-129	2	0	0	3
12-132	0	0	0	0
12-259	1	0	0	0
12-267	1	0	0	0
12-286	1	0	0	0
12-303	0	0	0	0
12-308	0	0	0	0
12-309	1	0	0	0
12-327	0	0	0	0
12-328	1	0	0	0
12-331	0	0	0	0
12-347	1	0	0	0

TABLEAU 8 *(suite)*

Désignation des hybrides	Feuilles (juillet)	Grappes (juillet)	Rameaux (juillet)	Feuilles (octobre)
Seyve-Villard :				
12-358	0	0	0	0
12-364	1	0	0	1
12-375	0	0	0	0
12-390	1	0	0	2
12-391	0	0	0	0
12-395	0	0	0	0
12-397	0	0	0	2
12-401	0	0	0	0
12-413	0	0	0	3
12-417	0	0	0	3
12-426	0	0	0	3
12-481	1	0	0	0
12-622	1	4	0	2
12-734	0	0	0	0
12-789	0	0	0	2
13-359	2	1	0	0
14-270	1	0	0	2
14-281	0	1	0	0
14-287	0	0	0	0
15-151	0	0	0	0
15-174	1	5	0	4
15-403	0	0	0	2
15-505	0	0	0	0
16-207	1	0	0	0
18-118	1	0	0	4
18-283	0	0	0	3
18-307	0	0	0	0
18-315	0	0	0	0
18-402	0	0	0	1
19-159	1	0	0	2
19-228	0	0	0	3
19-233	0	0	0	3
19-410	0	0	0	0
19-421	4	5	3	5
19-439	1	0	0	0
20-347	0	0	0	0
20-365	0	0	0	0
23-18	2	0	0	2
23-353	1	1	0	2
23-369	2	3	0	3
23-410	3	1	0	3
23-501	3	3	0	0
23-510	3	0	1	3
23-512	4	3	2	3
23-545	1	0	0	3
23-657	0	0	0	3
23-898	3	4	2	0
29-399	0	0	0	0
30-56	3	0	0	0
34-211	2	1	0	3
39-639	1	1	0	1
Vidal :				
254	4	0	1	0
256	2	1	0	1

aussi sur leur face supérieure. Ces jeunes feuilles ne présentaient pas de nécroses ou lorsqu'il y en avait elles étaient peu marquées. Les feuilles adultes des plantes très sensibles étaient recouvertes de mycélium et de conidiophores sur leur face supérieure et montraient des nécroses sur les nervures dans certaines zones atteintes par l'oïdium.

L'examen du tableau 8 montre que peu d'hybrides producteurs sont attaqués gravement par *U. necator.* On constate d'ailleurs que les hybrides sensibles appartiennent presque tous à quelques collections comme celle de Ravat, de Chambeaudière, de Landot, de Burdin, de Couderc. Dans chacune de ces collections la sensibilité de nombreux clones peut être attribuée au fait qu'ils ont tous la même origine génétique.

Nous avons cherché à savoir s'il existe une relation entre les notations des feuilles et celle des grappes. En effet, pour les travaux de sélection, il est très important de prévoir le comportement vis à vis d'*U. necator* des grappes de plants de semis issus de croisements interspécifiques en fonction des notations de la résistance et de la sensibilité des feuilles au printemps et à l'automne, avant la mise à fruit de ces plants qui demande de trois à cinq années.

TABLEAU 9

Classement de 416 hybrides producteurs en fonction de la notation de leurs feuilles en juillet et de leurs grappes à la même époque.

			Notation du feuillage en juillet					
			0	1	2	3	4	5
Clones pouvant se passer de traitements contre l'oïdium pour assurer la protection des grappes.	Notation des grappes en juillet	0	82 (90,1 %)	84 (67,7 %)	39 (53,4 %)	34 (37,7 %)	5 (18,5 %)	
		1	6 (6,5 %)	27 (21,7 %)	17 (23,2 %)	17 (18,8 %)	4 (14,8 %)	
		2	1 (1,0 %)	6 (4,8 %)	9 (12,3 %)	13 (14,4 %)	2 (7,4 %)	
		3		4 (3,2 %)	6 (8,2 %)	14 (15,5 %)	4 (14,8 %)	3 (27,2 %)
		4	2 (2,1 %)	2 (1,6 %)	2 (2,7 %)	10 (11,1 %)	6 (22,2 %)	1 (9,0 %) !
		5		1 (0,8 %)		2 (2,2 %)	6 (22,2 %)	7 (63,6 %)
	Totaux		91 (100 %)	124 (100 %)	73 (100 %)	90 (100 %)	27 (100 %)	11 (100 %)

Pour cela nous avons tout d'abord établi le tableau 9 où les clones hybrides producteurs sont classés d'après la notation de leurs feuilles en juillet et la notation de leurs grappes à la même époque.

Dans le tableau 9, pour *chaque colonne*, nous avons calculé les pourcentages de plantes qui, pour une note donnée du feuillage, correspondent aux différentes classes de la notation des grappes. Sachant que seuls les clones dont les grappes

sont notées 0 ou 1 peuvent se passer de traitements contre l'oïdium sans risquer des pertes de récolte on constate, d'après les pourcentages indiqués entre parenthèses dans le tableau, que seules des plantes dont le feuillage en juillet est noté 0 ou 1 et même 2 ont de grandes chances d'avoir des grappes indemnes ou pratiquement pas atteintes par *U. necator*.

Nous avons ensuite établi le tableau 10 où les clones hybrides producteurs sont classés d'après la notation de leurs feuilles en octobre et la notation de leurs grappes en juillet.

TABLEAU 10

Classement de 416 hybrides producteurs en fonction de la notation de leurs feuilles en octobre et de leurs grappes en Juillet.

		Notation du feuillage en octobre					
		0	1	2	3	4	5
Clones pouvant se passer de traitements contre l'oïdium pour assurer la protection des grappes.	Notation des grappes en juillet 0	130 (67,7 %)	16 (51,6 %)	48 (61,5 %)	39 (44,9 %)	8 (47,0 %)	3 (33,3 %)
	1	28 (14,5 %)	6 (19,3 %)	12 (15,3 %)	23 (25,8 %)	2 (11,7 %)	
	2	17 (8,8 %)		6 (7,6 %)	6 (6,7 %)	1 (5,8 %)	1 (11,1 %)
	3	8 (4,1 %)	6 (19,3 %)	4 (5,1 %)	10 (10,1 %)	2 (11,7 %)	1 (11,1 %)
	4	5 (2,6 %)	3 (9,6 %)	4 (5,1 %)	8 (10,1 %)	2 (11,7 %)	1 (11,1 %)
	5	4 (2,0 %)		4 (5,1 %)	3 (2,2 %)	2 (11,7 %)	3 (33,3 %)
	Totaux	192 (100 %)	31 (100 %)	78 (100 %)	89 (100 %)	17 (100 %	9 (100 %)

En opérant et en raisonnant comme pour le tableau 9 on constate que les plantes dont le feuillage est noté à l'automne 0 ou 1 ou 2 ou 3 ont de grandes chances d'avoir des grappes indemnes ou pratiquement pas atteintes par *U. necator*.

Nous avons également étudié la relation qui existe entre la notation des rameaux en juillet et la notation des grappes à la même époque. Dans le tableau 11 figure le classement de 416 hybrides producteurs d'après ces deux notations. En opérant et en raisonnant comme pour les tableaux 9 et 10 précédents on constate qu'un hybride interspécifique producteur a de grandes chances d'avoir des grappes pratiquement indemnes d'oïdium seulement si ses rameaux ne présentent aucune attaque d'oïdium.

Relation entre la résistance des hybrides-producteurs à l'oïdium et leur résistance au mildiou. — Les multiples observations dont nous disposons concernant le comportement de la collection d'hybrides producteurs de l'Ecole nationale d'Agriculture de Montpellier tant à l'égard d'*Uncinula necator* (tableau 8) qu'à l'égard de

TABLEAU 11

Classement de 416 hybrides producteurs en fonction de la notation de leurs rameaux et de leurs grappes en Juillet.

Notation des grappes en juillet	Notation des rameaux en juillet : 0	1	2	3	
0	228 (70,1 %)	14 (28,0 %)	2 (10,5 %)		Clones pouvant se passer de traitements contre l'oïdium pour assurer la protection des grappes.
1	57 (17,5 %)	13 (26,0 %)		1 (4,5 %)	
2	17 (5,2 %	11 (22,0 %	2 (10,5 %)	1 (4,5 %)	
3	16 (4,9 %)	5 (10,0 %)	5 (26,3 %)	5 (22,7 %)	
4	5 (1,5 %)	5 (10,0 %)	9 (47,3 %)	4 (18,1 %)	
5	2 (0,6 %)	2 (4,0 %)	1 5,2 %)	11 (50,0 %)	
Totaux	325 (100 %)	50 (100 %)	19 (100 %)	22 (100 %)	

TABLEAU 12

Classement de 404 hybrides interspécifiques producteurs d'après la résistance à l'oïdium et au mildiou de leur feuillage en Juillet.

Feuillage en juillet — Classes de résistance au mildiou	Classes de résistance à l'oïdium : 0	1	2	3	4	5
0	12 (13,6 %)	12 (10,3 %)	5 (6,8 %)	10 (11,2 %)	2 (7,6 %)	
1	42 (47,7 %)	49 (42,2 %)	30 (41,0 %)	32 (35,9 %)	11 (42,3 %)	4 (33,3 %)
2	26 (29,5 %)	45 (38,7 %)	31 (42,4 %)	31 (34,8 %)	8 (30,7 %)	5 (41,6 %)
3	7 (7,9 %)	9 (7,7 %)	6 (8,2 %)	14 (15,7 %)	3 (11,5 %)	3 (25,0 %)
4	1 (1,1 %)		1 (1,3 %)	2 (2,2 %)	2 (7,6 %)	
5		1 (0,8 %)				
Totaux	88 (100 %)	116 (100 %)	73 (100 %)	89 (100 %)	26 (100 %)	12 (100 %)

Plasmopara viticola (D. BOUBALS, 1956 (¹)), nous ont permis de voir s'il existe une relation entre la résistance des hybrides interspécifiques producteurs à l'oïdium et leur résistance au mildiou.

Pour cela nous avons dressé les tableaux 12, 13 et 14 suivants où nous avons classé les hybrides d'après la résistance à l'oïdium et la résistance au mildiou :

— de leur feuillage en voie de croissance au mois de juillet (tableau 12) ;
— de leurs grappes au mois de juillet (tableau 13) ;
— de leur feuillage adulte au mois d'octobre (tableau 14).

TABLEAU 13

Classement de 383 hybrides interspécifiques producteurs d'après la résistance à l'oïdium et au mildiou de leurs grappes en Juillet.

Grappes en juillet		Classes de résistance à l'oïdium					
		0	1	2	3	4	5
Classes de résistance au mildiou	0	177 (80,0 %)	47 (74,6 %)	18 (62,0 %)	18 (58,0 %)	17 (73,9 %)	10 (62,5 %)
	1	27 (12,2 %)	5 (7,9 %)	8 (27,5 %)	7 (22,5 %)	3 (13,0 %)	4 (25,0 %)
	2	11 (4,9 %)	8 (12,6 %)	3 (10,3 %)	4 (12,9 %)	3 (13,0 %)	1 (6,2 %)
	3	4 (1,8 %)	2 (3,1 %)		1 (3,2 %)		1 (6,2 %)
	4	2 (0,90 %)					
	5		1 (1,5 %)		1 (3,2 %)		
Totaux		221 (100 %)	63 (100 %)	29 (100 %)	31 (100 %)	23 (100 %)	16 (100 %)

Les données rassemblées dans ces différents tableaux ne remplissant pas les conditions nécessaires pour que des coefficients de corrélation puissent être calculés, nous avons interprété ces tableaux comme les précédents. Pour chaque colonne, correspondant à une note de comportement vis à vis de l'oïdium, nous avons calculé les pourcentages de répartition des hybrides intéressés dans les diverses classes de résistance au mildiou.

Ensuite nous avons comparé ces pourcentages par ligne. On voit tout de suite, dans les trois tableaux, que pour toutes les classes de résistance et de sensibilité à l'oïdium les hybrides se répartissent à peu près de la même façon entre les diverses

(¹) voir p. p. 496, 503 — notation de la résistance au mildiou :
— du feuillage en voie de croissance en juillet 1954,
— des grappes en 1954,
— du feuillage adulte en octobre 1955.

TABLEAU 14

Classement de 409 hybrides interspécifiques producteurs d'après la résistance à l'oïdium et au mildiou de leur feuillage en octobre.

Feuillage en octobre		Classes de résistance à l'oïdium 0	1	2	3	4	5
Classes de résistance au mildiou	0						
	1				2 (2,2 %)		
	2	14 (7,4 %)	4 (13,3 %)	4 (5,2 %)	2 (2,2 %)	2 (11,7 %)	1 (11,1 %)
	3	43 (22,8 %)	3 (10,0 %)	18 (23,6 %)	13 (14,6 %)	7 (41,1 %)	1 (11,1 %)
	4	103 (54,7 %)	20 (66,6 %)	38 (50,0 %)	55 (61,7 %)	6 (35,2 %)	6 (66,6 %)
	5	28 (14,8 %)	3 (10,0 %)	16 (21,0 %)	17 (19,1 %)	2 (11,7 %)	1 (11,1 %)
Totaux		188 (100 %)	30 (100 %)	76 (100 %)	89 (100 %)	17 (100 %)	9 (100 %)

classes de résistance et de sensibilité au mildiou. En conséquence, résistance à l'oïdium et résistance au mildiou paraissent être des caractères indépendants chez les descendants des croisements entre espèces américaines du genre *Vitis* et *V. vinifera*.

III. — Conclusions découlant de la statistique de la résistance et de la sensibilité dans le cadre des Vitacées.

Les observations que nous avons faites permettent d'avoir une *première vue synthétique de la manifestation de la résistance à l'oïdium.* Sur les plantes autres que les Vitacées les conidies d' *U. necator* germent en formant des appressoria mais pas d'haustoria (suçoirs). Sur les organes herbacés des Vitacées il se forme des haustoria et du mycélium proprement dit, ce mycélium pouvant former ou non des conidiophores suivant les espèces et les conditions de milieu. Sur certaines plantes résistantes ce développement de mycélium, suivi ou non de production de conidiophores, s'accompagne de la formation de nécroses intéressant un nombre plus ou moins grand de cellules suivant les conditions de milieu dans lesquelles elles se forment. Nous aurons d'ailleurs à voir dans le chapitre suivant si ces nécroses ont un rapport avec la résistance des plantes au champignon.

La distribution de la résistance et de la sensibilité à l'oïdium dans la famille des Vitacées est en gros la même que celle que nous avons observée pour le mildiou : *Plasmopara viticola.* Plus on s'éloigne du genre *Vitis* du point de vue phylogénique

plus la résistance des genres est grande. Leur classement est le suivant en allant des genres les plus résistants au plus sensible :

Leea, Tetrastigma, Cissus ;
Parthenocissus ;
Ampelopsis ;
Vitis.

La possibilité qu'a *U. necator* de se développer sur *Leea* et pas sur d'autres Angiospermes permet de penser que le genre *Leea* fait bien partie de la famille des Vitacées.

Dans le genre *Vitis* on constate que la sensibilité se rencontre surtout chez les espèces asiatiques et chez l'espèce européenne, les espèces américaines étant en général peu sensibles. De plus on peut remarquer que dans le cadre de chaque espèce du genre *Vitis,* il arrive fréquemment que toutes les variétés ne présentent pas la même réceptivité. Notamment chez *V. vinifera* les différences de sensibilité à *Uncinula necator* entre les variétés sont importantes du point de vue cultural alors qu'elles sont insignifiantes pour ce qui est de la sensibilité à *Plasmopara viticola.*

En ce qui concerne le problème de la sélection de plantes résistantes à l'oïdium nous avons pu déduire de nos observations :

1° qu'un plant de semis de *V. vinifera,* protégé contre le mildiou par des traitements avec un fongicide organique comme le Zinèbe ou le Captane, a de grandes chances d'avoir des grappes peu atteintes par l'oïdium seulement si son feuillage est noté au plus 2 en juillet et en octobre et si ses rameaux sont indemnes.

2° qu'un plant de semis issu de croisement entre espèces du genre *Vitis* a de grandes chances d'avoir des grappes résistantes à l'oïdium et pouvant se passer de traitement si ses feuilles sont notées au plus 2 en juillet ou bien au plus 3 en octobre et si ses rameaux sont notés 0 en juillet.

Enfin nous avons vu que chez les hybrides interspécifiques complexes (hybrides producteurs) issus de croisements où sont intervenues les espèces suivantes : *V. vinifera, V. rupestris, V. Lincecumii, V. aestivalis V. Labrusca, V. riparia, V. cinerea, V. cordifolia* et *V. Berlandieri* il n'y a pas de relation entre la notation de la résistance à l'oïdium (*Uncinula necator*) et la notation de la résistance au mildiou (*Plasmopara viticola*).

CHAPITRE V

ÉTUDE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ DES VITACÉES *A UNCINULA NECATOR.*

A notre connaissance, il n'existe aucun travail ayant trait à cette question. Nous avons abordé son étude de la même façon que l'étude des causes de la résistance et de la sensibilité des Vitacées à *Plasmopara viticola* (D. Boubals, 1959). En fait, d'après ce que l'on sait sur la biologie d'*U. necator* les causes de résistance à l'oïdium ne peuvent être que de deux sortes :

— soit des causes qui empêchent la pénétration des suçoirs d'*U. necator* dans les cellules de l'hôte ;

— soit des causes qui limitent plus ou moins l'expansion du mycélium sur les organes de l'hôte lorsque le champignon peut former des suçoirs dans les cellules de cet hôte.

I. — Cause de la résistance à la pénétration des suçoirs d'*Uncinula Necator* dans les cellules des Vitacées.

D'après nos observations la seule cause apparente qui s'oppose à la pénétration des suçoirs du champignon est la villosité des feuilles. En effet, lorsque la villosité de la face inférieure des feuilles est très dense et qu'elle est formée de longs poils laineux elle empêche les conidies d'arriver au contact du limbe. Ces longs poils sont en général morts et ne permettent pas au mycélium formé par les conidies d'y établir des suçoirs comme cela peut être le cas sur les poils courts et dressés qui restent vivants plus longtemps. En conséquence, comme le mycélium formé uniquement à partir des réserves de la conidie est très court il ne peut pas, à cause de la présence du matelas de poils, arriver jusqu'au limbe de la feuille où il pourrait introduire des suçoirs dans les cellules épidermiques.

En plein champ, cette cause de résistance qui est secondaire n'intervient d'ailleurs qu'au printemps et en été, périodes de l'année où le développement d'*U. necator* se produit surtout sur la face inférieure des feuilles. Elles n'intervient pas à l'automne parce qu'à ce moment là, par suite de conditions climatiques plus favorables, le mycélium du champignon peut se développer sur la face supérieure des feuilles.

II. — Causes de la résistance à l'expansion de *U. Necator* sur les organes des Vitacées.

Ce sont les causes les plus importantes. En effet, dans la grande majorité des cas, l'oïdium est capable d'établir des relations de parasitisme sur les Vitacées, autrement dit d'envoyer des suçoirs dans les cellules épidermiques de leurs organes. Mais, par suite de l'intervention de certaines causes ignorées jusqu'à présent, le mycélium qui se développe à partir de ces suçoirs s'étend plus ou moins sur ces organes. Comme pour la résistance au mildiou de la vigne, avant d'émettre des hypothèses sur ces causes, il nous a paru du plus grand intérêt d'étudier d'une façon très précise le comportement du parasite et des Vitacées sur lesquelles il se développe dans diverses conditions d'infection.

A. Étude de la manifestation de la résistance et de la sensibilité a l'oïdium dans diverses conditions.

Pour qu'elle puisse donner des indications intéressantes quant au déterminisme des causes de la résistance cette étude devait être effectuée :

1° Sur l'éventail de genres de Vitacées le plus large possible, c'est la raison pour laquelle nous avons mis en œuvre des espèces des genres *Leea, Tetrastigma, Cissus, Parthenocissus, Ampelopsis* et *Vitis*. Dans le cas du genre *Vitis* nous avons étudié en détail non seulement le comportement de différentes espèces, mais aussi celui de variétés de *V. vinifera* plus ou moins sensibles à l'oïdium.

2° dans les conditions de milieu les plus variées possibles, c'est la raison pour laquelle nous avons envisagé dans l'ordre :

— des infections d'organes herbacés en plein air,

— des inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Petri,

— des inoculations de cultures de tissus *in vitro*,

— enfin des inoculations en serre ombragée et humide de feuilles de plantes en voie de croissance active.

a) MANIFESTATION DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ LORS DE L'INFECTION D'ORGANES HERBACÉS EN PLEIN AIR.

Lorsqu'une plante *très sensible* est infectée par *U. necator*, naturellement, en plein champ au printemps, on constate qu'il se développe du mycélium sur la face inférieure de ses feuilles. Sur la face supérieure il apparaît une décoloration, le limbe devenant jaunâtre. Cette décoloration rappelle parfois la tache d'huile qui apparaît sur des feuilles attaquées par *P. viticola*. Cette tache décolorée peut être très nette comme dans le cas de *V. armata* (Fig. 17). Dans ces zones, il apparaît des taches brunes. Il s'agit là d'une nécrose des tissus qui peut n'intéresser que les cellules épi dermiques des feuilles. Dans d'autres cas la nécrose peut gagner plus avant dans dans le mésophylle et, dans les cas les plus graves, notamment quand les deux faces de la feuille sont « oïdiées », toute l'épaisseur du limbe peut être nécrosée.

Ce brunissement et cette mort des tissus ont été étudiés par YOSSIFOVITCH (1923) qui les a attribués avec juste raison à une transpiration accrue des tissus infectés par le mycélium d'*U. necator*. Tout se passe dans ce cas comme pour la dessiccation des taches de mildiou sur les plantes sensibles (D. BOUBALS, 1959).

Il apparaît également des nécroses sur les rameaux herbacés des espèces sensibles quand ils sont attaqués par l'oïdium. Dans ce cas YOSSIFOVITCH a vu que les altérations provoquées par le champignon peuvent s'étendre dans l'écorce sans toutefois la dépasser. Comme sur les feuilles où l'accroissement des taches « oïdiées » est souvent gêné, ce qui provoque une ondulation du limbe, le même auteur a constaté que les parties de rameaux très attaquées par *U. necator* avaient une assise libero-ligneuse qui fonctionnait moins, ce qui se traduisait par un plus faible développement de bois secondaire et de liber par rapport aux parties saines du rameau. Toujours selon YOSSIFOVITCH, au voisinage des parties « oïdiées » les vaisseaux sont obstrués par des thylles et à l'automne on constate fréquemment la formation d'un liège immédiatement sous l'épiderme attaqué.

Les baies des grappes présentent aussi des nécroses lorsqu'elles sont attaquées par l'oïdium. Ces baies se dessèchent quand elles sont attaquées très jeunes. Lorsqu'elles sont attaquées plus âgées elles éclatent parce que la pellicule nécrosée ainsi que la partie de leur pulpe qui l'est aussi (de 3 à 8 assises de cellules selon YOSSIFOVITCH) ne sont plus extensibles pour permettre le gonflement de la baie. Il faut signaler à cette occasion qu'à partir de la véraison l'oïdium ne se développe plus sur les baies. DELP (1954) a précisé que l'arrêt du développement du champignon se produit lorsque la baie renferme 8 p. cent de sucre.

Comment se présente l'infection en plein champ de *plantes plus ou moins résistantes* du genre *Vitis*? Ces plantes peuvent avoir sur leurs feuilles des taches livides moins nombreuses, d'étendue plus faible que celles que l'on voit chez les plantes

très sensibles et avec beaucoup moins de mycélium à la face inférieure du limbe. Dans ces taches on distingue des nécroses de cellules et de groupes de cellules. Ce cas est rencontré chez de nombreux hybrides interspécifiques du genre *Vitis*. Il arrive que chez certaines plantes résistantes on distingue des nécroses nombreuses du limbe sans qu'il y ait beaucoup de mycélium à la face inférieure. C'est le cas de *V. riparia* (fig. 14). Ces nécroses apparaissent plus rapidement que celles qui se forment chez les plantes sensibles. *On ne peut dire que la formation de ces nécroses soit en relation directe avec la résistance car il existe des hybrides interspécifiques très sensibles à l'oïdium qui présentent des atteintes nécrotiques analogues*, comme par exemple le 19-421 Seyve-Villard (voir fig. 23). En réalité chez les plantes résistantes ces nécroses sont dues à une dessication des tissus infectés par suite de l'accroissement de leur transpiration. En effet, ces nécroses plus ou moins étendues n'apparaissent pas lorsqu'on inocule par exemple des feuilles de *V. riparia* en boîte de Petri où l'on sait que leur transpiration est très réduite parce que l'état hygrométrique de l'air est toujours maintenu élevé ; dans ces dernières conditions les feuilles de *V. riparia* sont, malgré l'absence de ces nécroses, toujours résistantes à l'oïdium.

Chez les plantes résistantes à *U. necator* l'infection des rameaux et des grappes, lorsqu'elle se produit, présente les mêmes caractères que chez les plantes sensibles avec la différence que les atteintes sont plus ou moins limitées selon que la résistance est plus ou moins grande.

Tous les symptômes décrits ci-dessus sont ceux que l'on observe sur les plantes infectées au printemps ou en été. En automne, le développement de l'oïdium se produit presque exclusivement sur les feuilles, l'aoûtement des rameaux et la maturation des fruits empêchant tout développement du champignon sur ces organes. En automne, dans le midi de la France, le mycélium se développe sur la face supérieure des feuilles où il forme des plages de filaments et de conidiophores plus ou moins nombreuses et plus ou moins étendues selon que l'hôte est plus ou moins sensible au champignon. A la même saison, dans la région de Cognac, J. Lafon et al. (1960) ont surtout observé l'oïdium sur la face inférieure des feuilles. A cette saison la présence du champignon amène quelquefois l'apparition de nécroses de cellules épidermiques sans qu'il y ait une relation apparente entre la formation de ces nécroses et la résistance de l'hôte.

En conclusion l'observation en plein champ des atteintes d' *U. necator* sur les Vitacées qui permettent son développement dans ces conditions, c'est-à-dire exclusivement sur les espèces et hybrides d'espèces du genre *Vitis* montre que, comme pour *Plasmopara viticola*, la résistance à l'oïdium paraît surtout due à une cause qui limite plus ou moins l'expansion du mycélium sur les organes herbacés. Les nécroses qui apparaissent en plein champ chez les espèces résistantes ne jouent apparemment pas un rôle primordial dans les phénomènes de résistance.

b) MANIFESTATION DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ LORS D'INOCULATIONS RÉALISÉES SUR DES FEUILLES DE VITACÉES ISOLÉES EN SURVIE.

L'intérêt de l'étude du développement de l'oïdium sur des feuilles isolées en survie en boîte de Petri est de permettre des observations microscopiques faciles en laboratoire, précises et fréquentes, dans des conditions de milieu bien déterminées et relativement constantes. Ces conditions de milieu sont surtout caractérisées par

un degré hygrométrique de l'enceinte dans laquelle se trouvent les feuilles toujours très élevé, ce qui évite la dessication de tissus infectés.

1° *Matériel et méthodes.*

Nous avons inoculé plusieurs fois en boîte de Petri, au cours de trois années consécutives, des zones de la face inférieure d'un certain nombre de feuilles en voie de croissance de Vitacées. Ces Vitacées sont les suivantes :

Leea Guinensis,
Tetrastigma lanceolarium (= *C. carnosa*),
Cissus quadrangularis,
Parthenocissus quinquefolia,
Ampelopsis orientalis,
Ampelopsis brevipedunculata (Coll. E.N.A.M. XX B-1),
V. rotundifolia,
V. riparia var. Gloire de Montpellier,
V. rupestris var. du Lot,
V. vinifera var. Carignan,
V. vinifera var. Aramon, et des hybrides intervariétaux Carignan × Aramon.
Hybrides interspécifiques :
— simples :
V. vinifera var. Cinsaut droit × *V. riparia* var. Gloire de Montpellier,
V. vinifera var. Carignan × *V. riparia*,
V. vinifera var. Gamay × *V. riparia* = 595 Oberlin.
— complexes :
23-18 Seyve-Villard,
19-421 Seyve-Villard,
5963 Burdin.

Les feuilles ont été inoculées avec des conidies fraîches, apportées sur leur face inférieure en mettant celle-ci au contact d'une feuille infectée par l'oïdium et portant des conidiophores récemment formés.

L'observation au microscope du développement d'*Uncinula necator* a été faite soit directement en examinant les zones de limbe où l'on avait fait les inoculations, soit au moyen de collodion que l'on répandait sur ces zones et qui, après qu'il soit sec, était détaché entraînant le mycélium et les conidiophores du champignon que l'on colorait par le bleu au lactophénol selon la méthode précédemment exposée.

2° *Observations.*

Les observations que nous avons effectuées intéressent d'une part le développement et la croissance du mycélium et d'autre part les nécroses qui apparaissent sur les feuilles de certaines Vitacées.

1. *Étude du développement et de la croissance du mycélium.*

Avant d'étudier le développement du champignon sur les Vitacées plus ou moins résistantes il est nécessaire de connaître exactement le stade de développement atteint par le tube germinatif des conidies sur ce que nous appellerons une surface

inerte. Cette surface inerte peut être constituée soit par une lame de verre, soit par le limbe d'une feuille de plante sur laquelle le mycélium d'*U. necator* ne forme pas de suçoirs.

La figure 24 montre le développement maximum qui est atteint par les conidies sur lame de verre. Il se forme un tube germinatif et des appressoria. Sur les feuilles d'Angiospermes les conidies ne se développent pas plus (voir fig. 22). Donc sur milieu inerte il ne se forme pas de mycélium proprement dit.

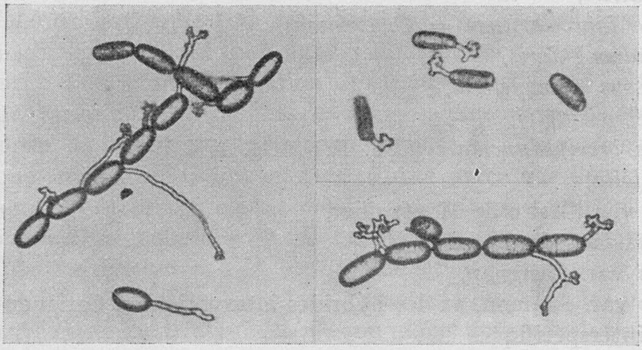


FIG. 24. — *Germination de conidies d'*Uncinula necator *sur lame de verre* (*stade maximum de développement*).

L'examen du comportement d'*U. necator* sur les feuilles des Vitacées citées précédemment nous a permis de distinguer les stades suivants dans le développement et la croissance du champignon tout au moins chez les plantes assez sensibles :

— formation par la conidie d'un tube germinatif ;

— formation par ce tube germinatif d'appressoria et d'haustoria ;

— à partir des appressoria et parfois également à partir de la conidie formation d'un mycélium proprement dit ;

— sur le mycélium ainsi produit :

a) Formation de nouveaux appressoria et haustoria,

b) à partir de ces organes formation de ramifications du mycélium.

c) et ainsi de suite ;

— sur les ramifications du mycélium formation de conidiophores lesquels produisent des conidies durant plusieurs jours.

Les figures 25, 26 et 27 montrent le développement du champignon sur trois espèces ou hybrides d'espèces à différents moments après l'inoculation par l'oïdium.

Les phénomènes de résistance qui interviennent chez les Vitacées étudiées se traduisent lors des inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri par des différences :

— dans les stades de développement auquel arrive le mycélium à la fin de l'infection,

— dans la rapidité de développement du mycélium,

— dans l'importance totale de la croissance du champignon à la fin de l'infection.

Chez *Leea Guinensis*, *Tetrastigma lanceolarium* et *Parthenocissus quinquefolia* il ne se forme jamais de conidiophores bien que le mycélium arrive à former sur ces feuilles des appressoria et des haustoria et à se ramifier.

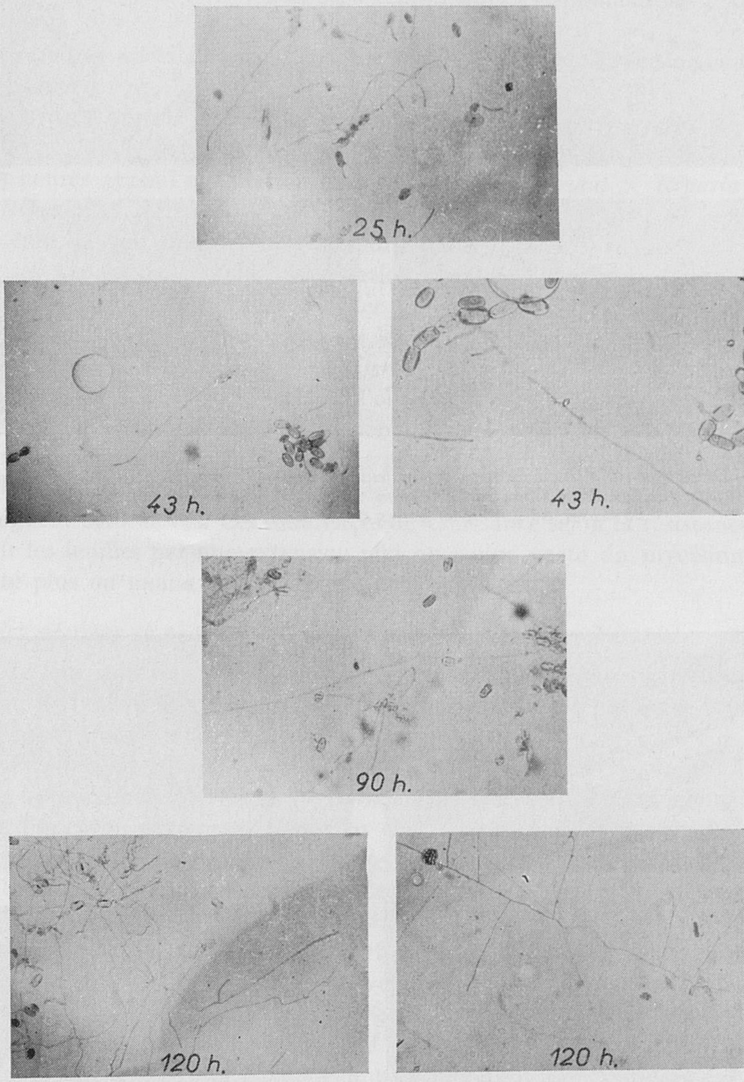


FIG. 25. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuilles isolées en survie en boîte de Petri de* Tetrastigma lanceolarium : *25 heures, 43 heures, 90 heures et 120 heures après l'inoculation.*

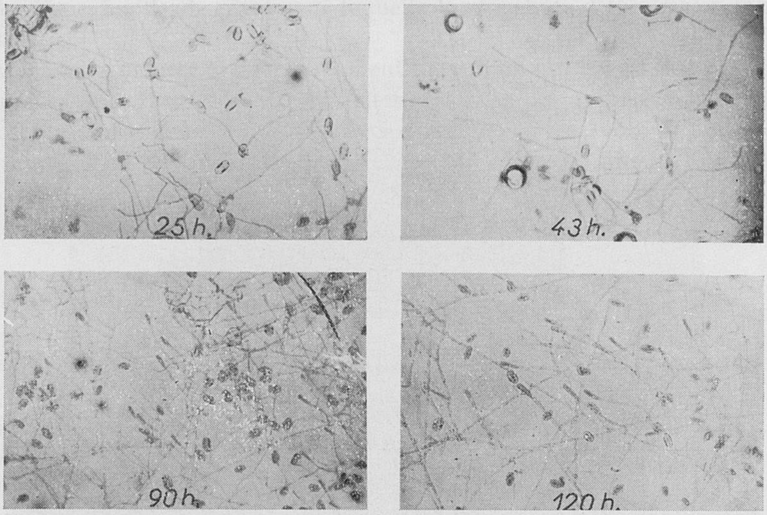


FIG 26. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuilles isolées en survie en boîte de Petri d'un hybride interspécifique* V. vinifera *var. Carignan* × V. riparia *var. Gloire de Montpellier : 25 heures, 43 heures, 90 heures et 120 heures après l'inoculation.*

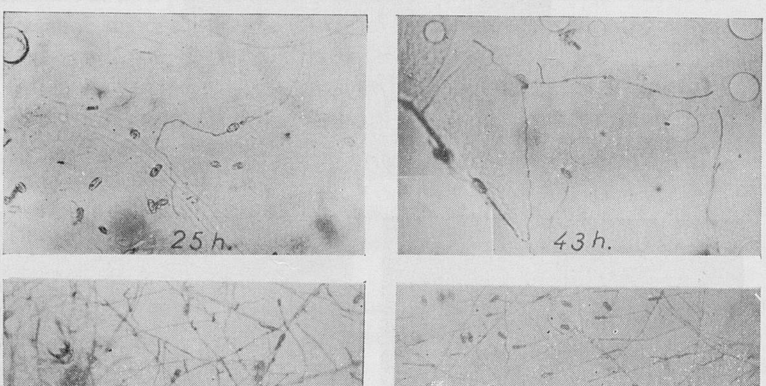


FIG. 27. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuilles isolées en survie en boîte de Petri d'un hybride intraspécifique* V. vinifera *var. Carignan* × *Aramon : 25 heures, 43 heures, 90 heures et 120 heures après l'inoculation.*

La rapidité avec laquelle les différents stades de développement sont atteints varie avec la résistance des plantes. Si l'on envisage les stades les plus nets : formation des premières ramifications du mycélium et formation des premiers conidiophores, on constate les faits suivants. On voit par exemple que des ramifications de mycélium sont visibles :

— 120 heures après l'inoculation chez *Leea Guinensis, T. lanceolarium* et *A. brevipedunculata* ;

— 90 heures après l'inoculation chez *Parthenocissus quinquefolia, V. riparia, V. rupestris* ;

— 43 heures après l'inoculation chez les hybrides *Cinsaut* × *Riparia* et *Carignan* × *Riparia, A. orientalis* et *V. vinifera.*

De même on voit que des conidiophores sont visibles :

— après 120 heures depuis l'inoculation chez *A. brevipedunculata* ;

— 120 heures après l'inoculation chez *V. riparia, V. rupestris* ;

— 90 heures après l'inoculation chez les hybrides *Cinsaut* × *Riparia* et *Carignan* × *Riparia, A. orientalis et V. vinifera.*

Donc plus une plante est sensible à l'oïdium plus la ramification du mycélium et la formation des conidiophores commencent tôt.

Enfin, il apparaît bien entendu, que plus la plante est sensible à *U. necator* plus la croissance totale du mycélium, c'est-à-dire plus le nombre de ramifications et leur longueur sont élevés. Ces différences de croissance selon la résistance se traduisent sur les feuilles par une extension plus ou moins vaste du mycélium et par une densité plus ou moins importante de conidiophores.

2. *Etude des nécroses se produisant sur les feuilles de certaines Vitacées.*

Lors de leur infection par *U. necator* il apparaît des nécroses brunes caractéristiques sur les feuilles de certaines Vitacées inoculées en boîte de Petri, tout comme lorsqu'elles sont infectées par *Plasmopara viticola.*

a) *Description des nécroses.*— Ces nécroses sont brun très foncé chez *T. lanceolarium* (fig. 28-29), chez *Parthenocissus quinquefolia* elles sont à peine moins foncées. Elles sont d'un brun nettement plus clair chez *Cissus quadrangularis, Vitis rotundifolia* (fig. 30), *V. rupestris, V. riparia,* 595 Oberlin, 23-18 S.V., 19-421 S.V. Elles sont d'un brun très clair sur les feuilles de *Leea Guinensis, V. vinifera* et 5963 Burdin.

L'examen au microscope de coupes tangentielles et transversales de feuilles a révélé que ces taches brunes étaient surtout dues au fait que des appressoria et des haustoria (suçoirs) plus ou moins développés étaient nécrosés. La couleur de cette nécrose d'*Uncinula necator* est en général identique pour chaque espèce à la couleur de la nécrose du tube germinatif des zoospores de *P. viticola.* La nécrose ne s'étend pas au renflement du mycélium qui produit les appressoria (fig. 31). Souvent la paroi des cellules de l'hôte où les haustoria tentent la pénétration est nécrosée. On n'a vu que rarement la nécrose de cellules entières de l'hôte. Chez *Tetrastigma lanceolarium* tous les suçoirs sont nécrosés (fig. 29, 32, 33 et 34), cette nécrose étant intervenue la plupart du temps avant que le suçoir ne soit complètement formé, c'est-à-dire au moment où le champignon était en train d'invaginer la paroi de la cellule de l'hôte. Au cours de l'examen de nombreuses coupes de feuilles on a vu quelques suçoirs dont le développement était arrivé à terme mais dans tous les cas sauf un ces suçoirs étaient nécrosés (fig. 35).

Chez *Parthenocissus quinquefolia* la nécrose qui a une couleur brune légèrement moins foncée que dans le cas précédent, intéresse les suçoirs au début de leur formation (Fig. 36).

Chez *Cissus quadrangularis, Vitis rotundifolia, Vitis rupestris* (fig. 37 et 38) et *V. riparia* (fig. 39) on observe également des suçoirs nécrosés, cette nécrose étant intervenue avant qu'ils ne soient complètement formés. Mais à côté de ces haustoria nécrosés il y en a d'autres qui sont bien formés et intacts se colorant très bien par

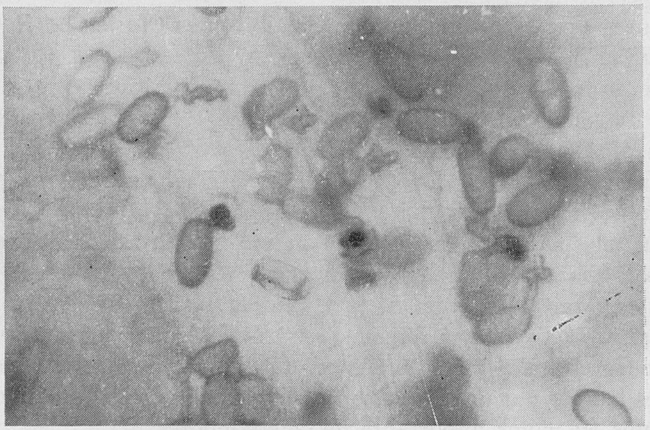


FIG. 28. — *Nécrose des premiers appressoria formés par e mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium.

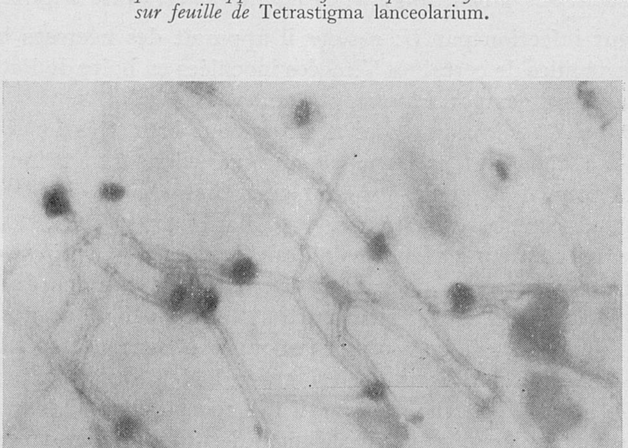


FIG. 29. — *Nécrose des appressoria formés par le mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium.

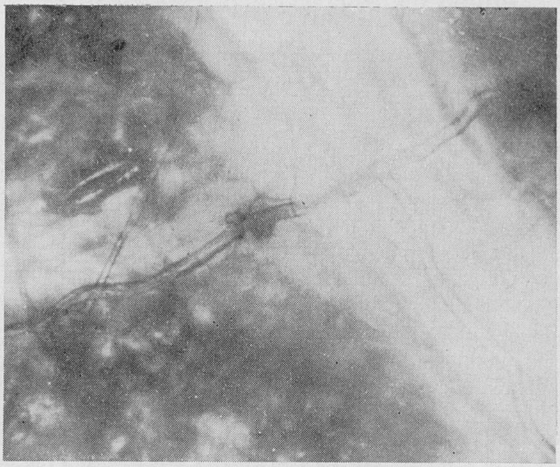


FIG. 30. — *Nécrose d'appressorium du mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Vitis rotundifolia.

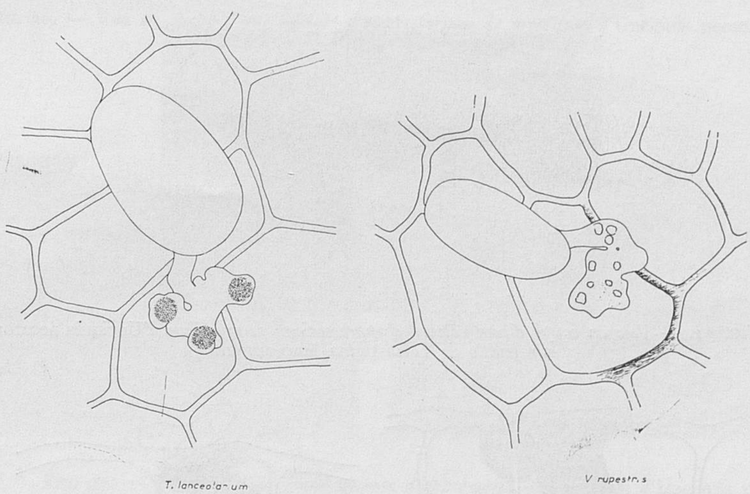


FIG. 31. — *En pointillé nécrose des premiers appressoria formés après la germination des conidies d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium *(à gauche) et de* V. rupestris *(à droite).*

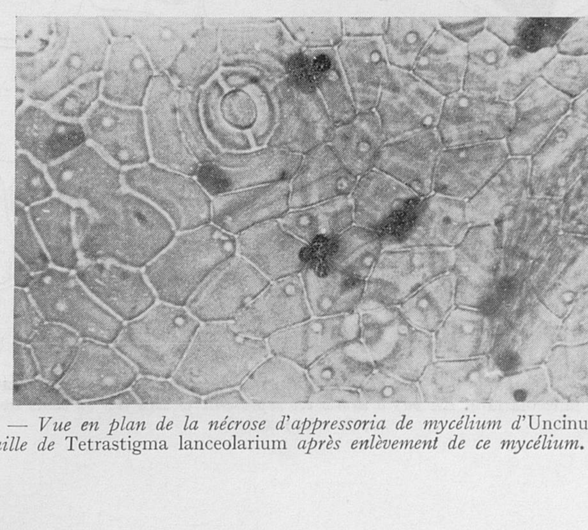


FIG. 32. — *Vue en plan de la nécrose d'appressoria de mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium *après enlèvement de ce mycélium.*

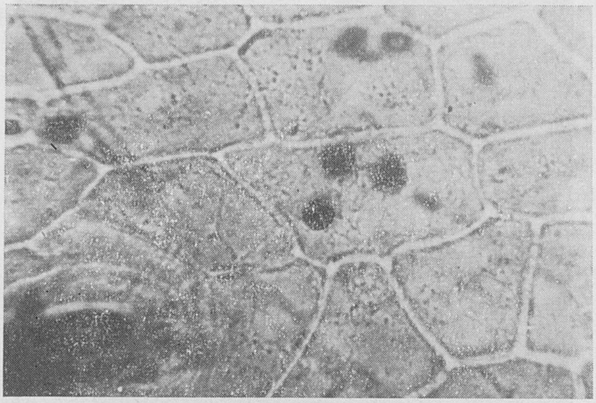


FIG. 33. — *Vue en plan de la nécrose d'appressoria de mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium *après enlèvement de ce mycélium.*

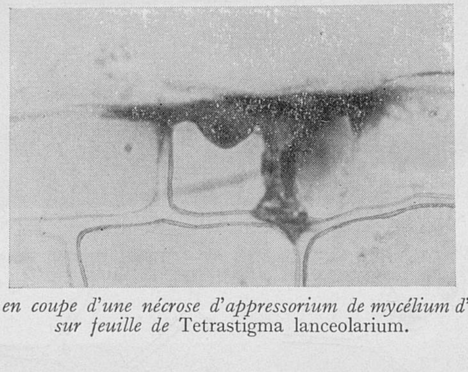


FIG. 34. — *Vue en coupe d'une nécrose d'appressorium de mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium.

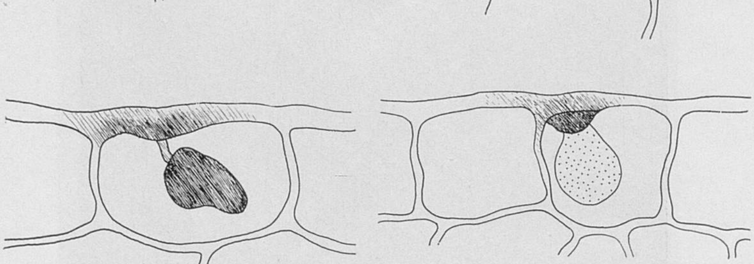


FIG. 35. — *Vue en coupe de nécroses d'appressoria et d'haustoria d'*Uncinula necator *sur feuille de* Tetrastigma lanceolarium. *En bas à droite est représenté le seul cas où nous avons trouvé un suçoir non nécrosé.*



FIG. 36. — *Vue en coupe d'une nécrose d'appressorium de mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* Parthenocissus quinquefolia.

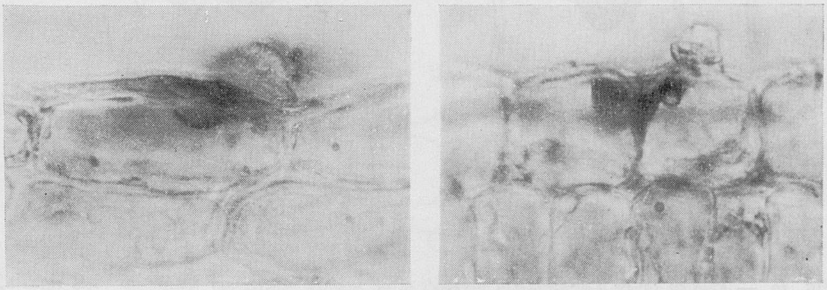


FIG. 37. — *Vue en coupe d'une nécrose d'appressoria de mycélium d'*Uncinula necator *sur feuille de* V. rupestris *var* du Lot.

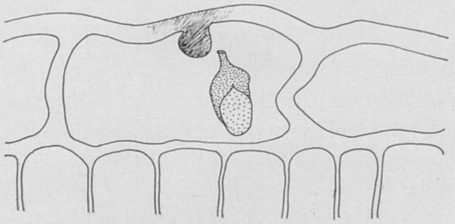


FIG. 38. — *Vue en coupe d'un appressorium nécrosé et d'un suçoir non nécrosé sur feuille de* Vitis rupestris *var.* du Lot.

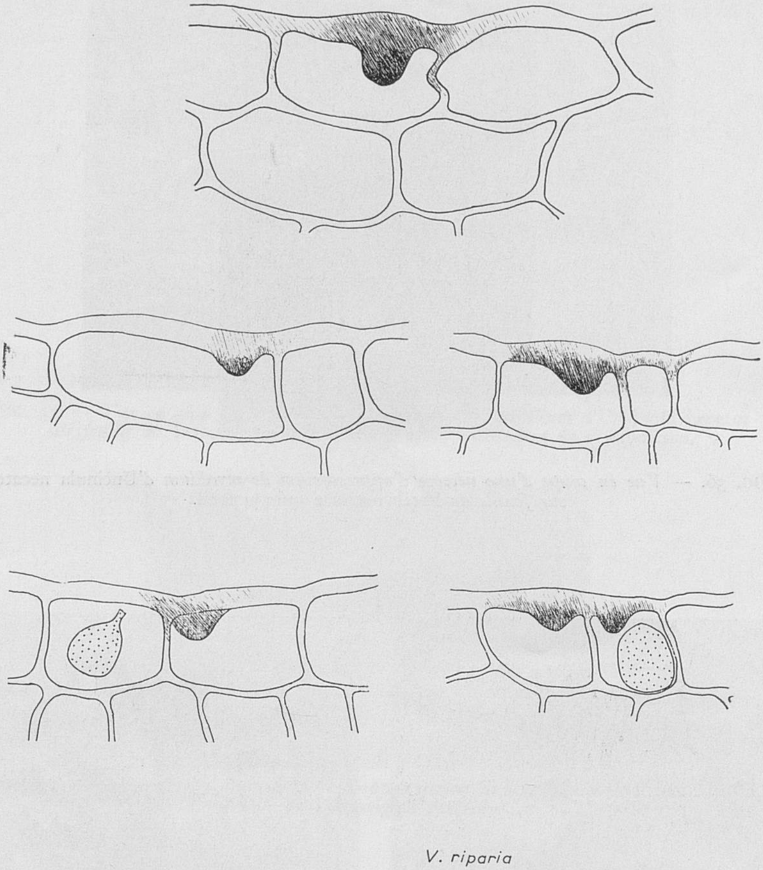


FIG. 39. — *Vue en coupe d'appressoria nécrosés et de suçoirs intacts sur feuille de* Vitis riparia.

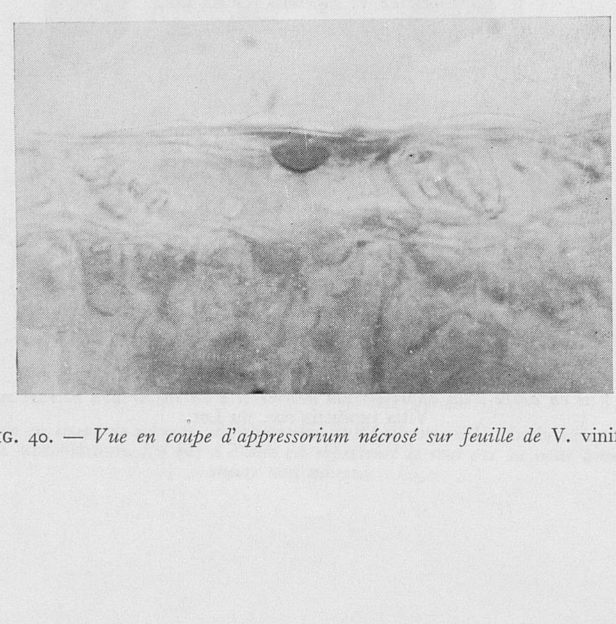


FIG. 40. — *Vue en coupe d'appressorium nécrosé sur feuille de* V. vinifera.

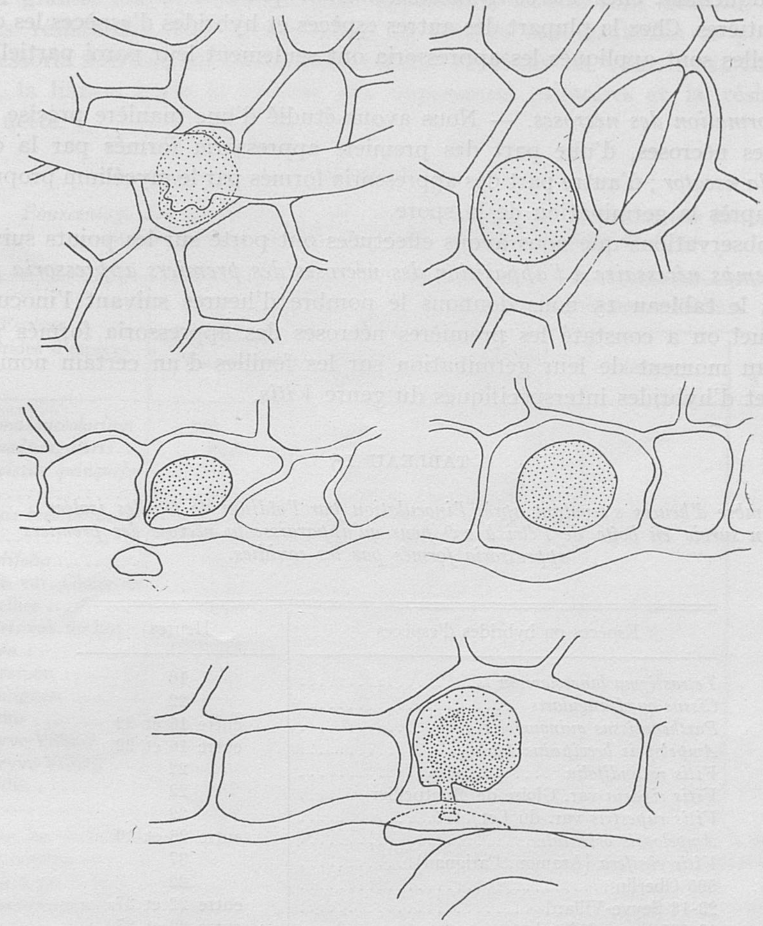


FIG. 41. — *Vues de suçoirs non nécrosés sur feuille de* Vitis armata *très sensible à l'oïdium. En haut vue en plan. Au milieu et en bas vue en coupe.*

le bleu au lactophénol (fig. 38 et 39). Ces derniers suçoirs ont toutes chances d'être fonctionnels et de permettre l'alimentation du mycélium.

Chez les plantes sensibles comme par exemple : *Ampelopsis orientalis, V. armata,* les hybrides interspécifiques *Cinsaut* × *Riparia, Carignan* × *Riparia* et *V. vinifera* (Fig. 40) on observe aussi quelques nécroses consécutives à l'infection. Dans ce cas des coupes transversales de feuilles inoculées par *U. necator* révèlent surtout de nombreux suçoirs parfaitement formés et non nécrosés (fig. 41).

Dans les conditions d'infection en boîte de Petri nous avons constaté qu'immédiatement après la nécrose des appressoria du champignon les cellules de l'hôte ne paraissaient pas altérées comme cela se produit lors de l'infection des feuilles de nombreuses Vitacées par *Plasmopara viticola.* Ce n'est que vers le 6e jour et

encore uniquement chez *Tetrastigma lanceolarium* que l'on constate la nécrose de cellules entières. Chez la plupart des autres espèces et hybrides d'espèces les cellules sur lesquelles sont appliqués les appressoria ont seulement leur paroi partiellement nécrosée.

b) Formation des nécroses. — Nous avons étudié d'une manière précise la formation des nécroses, d'une part des premiers appressoria formés par la conidie d'*Uncinula necator* ; d'autre part des appressoria formés par le mycélium proprement dit bien après la germination de la spore.

Les observations que nous avons effectuées ont porté sur les points suivants :

— *Temps nécessaire à l'apparition des nécroses des premiers appressoria formés.*

Dans le tableau 15 nous donnons le nombre d'heures suivant l'inoculation, après lequel on a constaté les premières nécroses des appressoria formés par les conidies au moment de leur germination sur les feuilles d'un certain nombre de Vitacées et d'hybrides interspécifiques du genre *Vitis*.

TABLEAU 15

Nombre d'heures s'écoulant après l'inoculation par l'oïdium de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri à 23° pour qu'apparaisse la nécrose des premiers appressoria formés par les conidies.

Espèces ou hybrides d'espèces	Heures
Tetrastigma lanceolarium	16
Cissus quadrangularis	22
Parthenocissus quinquefolia	entre 16 et 22
Ampelopsis brevipedunculata	entre 16 et 22
Vitis rotundifolia	22
Vitis riparia var. Gloire de Montpellier	22
Vitis rupestris var. du Lot	22
Ampelopsis orientalis	entre 26 et 40
Vitis vinifera (Aramon, Carignan)	37
595 Oberlin	22
23-18 Seyve-Villard	entre 22 et 37
19-421 Seyve-Villard	entre 22 et 37
5963 Burdin	46

D'après le tableau 15 il semble que la nécrose des premiers appressoria formés par les conidies survient plus tôt chez les plantes résistantes que chez les plantes très sensibles. Mais la différence n'est pas suffisamment grande pourqu'on y attache une importance considérable.

— *Pourcentage des premiers appressoria nécrosés.*

Entre 37 heures et 45 heures après l'inoculation nous avons compté les appressoria nécrosés et les appressoria intacts qui se trouvaient ensemble dans le champ du microscope. Lors de ce comptage on n'a tenu compte que des premiers appressoria qui avaient été formés au moment de la germination de la conidie.

Les résultats exprimés en pourcentages sont donnés dans le tableau 16.

Dans le tableau 16 nous avons porté les différentes notations de la résistance à l'oïdium que nous avons effectuées sur les plantes dont nous avons inoculé des feuilles en survie en boîte de Petri. L'examen de ce tableau montre que les plantes

dont la grande majorité des premiers appressoria formés sont nécrosés sont bien les plus résistantes. Par contre pour les plantes sur lesquelles le pourcentage d'appressoria nécrosés est intermédiaire entre les séries de valeurs extrêmes précédentes, la liaison entre la nécrose des appressoria primaires et la résistance est moins nette.

TABLEAU 16

Pourcentage des appressoria formés par les conidies qui présentent une nécrose sur des feuilles de Vitacées isolées en survie en boîte de Pétri.

Espèces ou hybrides d'espèces	% d'appressoria nécrosés	Notation de la résistance à l'oïdium en boîte de Pétri	Feuilles en juillet	Grappes	Feuilles à l'automne
Tetrastigma lanceolarium	100	0			
Cissus quadrangularis...	82,3	1			
Parthenocissus quinquefolia.............	93,2	0	0		0
Ampelopsis brevipedunculata	76,0	3	0		0
V. rotundifolia	72,3	1	0		
V. riparia var. Gloire de Montpellier	40,5	3	1	0	0
V. rupestris var. du Lot	54,0	3	0	0	0
V. vinifera :					
var. Aramon	47,8	4	2	3-4	2 (1)
var. Carignan	18,1	5	4-5	5	3 (1)
595 Oberlin	78,1	3	3	1	3
23-18 Seyve-Villard	56,1	3	2	0	2
19-421 Seyve-Villard ...	21,2	4-5	4	5	5
5963 Burdin	3,6	4	3	4	3

(1) Sur les variétés de *V. vinifera* l'oïdium n'a pu se développer librement que durant le mois de septembre et octobre alors que sur les espèces et hybrides d'espèces qui ne sont jamais traités contre le mildiou et l'oïdium il a pu le faire durant tout le cycle végétatif.

— *Proportion d'appressoria nécrosés formés par le mycélium proprement dit.*

Après la formation des premiers appressoria par la conidie en germination, le mycélium proprement dit en forme de nombreux autres au fur et à mesure de son développement. Nous avons examiné 6 jours après l'inoculation d'une série de feuilles isolées en survie en boîte de Petri la proportion d'appressoria nécrosés

Sur les feuilles de *Tetrastigma lanceolarium* pratiquement tous étaient nécrosés. Dans un cas nous en avons vu quelques uns qui ne l'étaient pas mais ils étaient portés par un filament mycélien qui n'était pas en contact avec le limbe. Sur les feuilles de *V. rotundifolia* nous avons également constaté que la plupart de ces organes étaient nécrosés.

Sur les feuilles de 23-18 Seyve-Villard et 595 Oberlin une grande partie des appressoria formés par le mycélium proprement dit étaient bruns. Chez *V. riparia V. rupestris,* 19-421 S. V. la proportion d'appressoria nécrosés était moindre. Enfin, chez 5963 Burdin, *V. vinifera* var. Aramon et Carignan il n'y a eu que peu de nécroses de ces excroissances du mycélium.

3º *Conclusions.*

Les conclusions auxquelles nous arrivons à la suite de l'observation d'inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Petri sont les suivantes :

Tout d'abord *Uncinula necator* forme du mycélium sur toutes les espèces des genres de Vitacées très variés que nous avons inoculées. Ce mycélium s'allonge, se ramifie plus ou moins et forme plus ou moins de conidiophores selon que la plante considérée est plus ou moins sensible. Sur les feuilles des plantes les plus résistantes il n'arrive pas à former de conidiophores.

Ensuite les appressoria formés par le tube germinatif des conidies et par le mycélium proprement dit sont fréquemment nécrosés lorsqu'ils sont au contact des cellules de nombreuses Vitacées. Le pourcentage d'appressoria nécrosés est variable avec les espèces : chez les plantes les plus résistantes les appressoria formés sont pratiquement tous nécrosés, tandis que chez les plantes les plus sensibles la proportion de ces organes nécrosés est faible.

c) MANIFESTATION DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ A L'OIDIUM LORS DE L'INOCULATION DE CULTURES DE TISSUS DE VITACÉES.

Les résultats intéressants apportés par la technique de culture des tissus dans l'étude des causes de la résistance au mildiou nous ont incité à l'utiliser pour l'étude des phénomènes de résistance des Vitacées à l'oïdium.

1º *Matériel végétal utilisé.*

Nous avons effectué des inoculations selon la technique indiquée au chapitre III sur des cals émis par des rameaux des espèces suivantes classées par ordre de résistance à l'oïdium décroissante :

— *Tetrastigma lanceolarium* ;
— *V. riparia* var. Messner nº 7 ;
— *V. rupestris* var. du Lot ;
— *V. vinifera* var. Aramon, Baroque, Carignan, Cabernet-Sauvignon ;
— Hybride interspécifique complexe très sensible à l'oïdium 19421 Seyve-Villard ;

2º *Évolution de l'infection sur les cultures de tissus.*

L'infection des cals par *Uncinula necator* se traduit par l'apparition de nécroses, par la formation de mycélium dont une partie est constituée par des hyphes aériens et enfin par la formation de conidiophores et de conidies.

1. *Formation des nécroses.*

A la température de 26º, moins de 32 heures après l'inoculation, il apparaît des nécroses sur les cals inoculés. Ces nécroses sont constituées par des groupes de cellules tuées. Toutes les espèces et variétés inoculées présentent ce phénomène. La seule différence qu'on puisse constater entre les espèces concerne la couleur de ces nécroses, celles-ci sont brun-noirâtre chez *T. lanceolarium* alors qu'elles sont brun clair chez toutes les autres espèces.

2. *Formation de mycélium et en particulier d'hyphes aériens.*

Il se forme à la surface des cals un mycélium qui envoie des suçoirs dans les cellules périphériques (fig. 42). Certaines ramifications de ce mycélium croissent perpendiculairement à la surface de la culture de tissu et forment des hyphes aériens (Fig.43) comme cela se produit dans le cas de *Plasmopara viticola.*

Le fait que ces hyphes sont bien produits par *Uncinula necator* et non par un autre champignon est facilement prouvé par la possibilité de formation de conidiophores sur ces hyphes (fig. 44).

Les premiers hyphes apparaissent sur les cals entre 24 heures et 48 heures après l'inoculation. La forme de ces hyphes ne dépend pas de la résistance à l'oïdium des plantes qui ont donné les cals, contrairement à ce qu'on a vu pour *Plasmopara viticola* qui émet des hyphes longs et peu ramifiés sur les plantes sensibles et des hyphes courts et très ramifiés sur les plantes résistantes (D. BOUBALS, 1959).

Il semblerait tout au plus qu'il y ait parfois un peu moins d'hyphes sur les cals de plantes sensibles. On a constaté par exemple que sur *V. rupestris* var. du Lot les hyphes sont moins nombreux que sur *V. riparia* var. Messner n° 7 et les variétés de *V. vinifera.* Entre ces deux dernières espèces les différences sont cependant très faibles pour ne pas dire inexistantes sur certains cals.

3. *Formation de conidiophores.*

Sur les cals de toutes les espèces infectées il apparaît des conidiophores sauf sur les cals de *T. lanceolarium.* Ces conidiophores peuvent être parfois formés sur le mycélium aérien (fig. 44) mais ils sont surtout émis par le mycélium qui se développe à la surface du cal.

Les premiers conidiophores apparaissent sur les cals au bout d'un nombre de jours quelque peu variable avec les espèces et les variétés comme cela est indiqué dans le tableau 17.

TABLEAU 17

Vitesse d'apparition des conidiophores sur des cals de tissus néoformés par des tiges de Vitacées maintenus à la température de 25-26°.

Espèces et variétés	Nombre de jours aprés lesquels on a vu les premiers conidiophores apparaître sur les cals inoculés.
V. rupestris var. du Lot	7 et 8
V. riparia var. Messner n° 7	8 et 11
V. vinifera var. Aramon	6
V. vinifera var. Baroque	6
V. vinifera var. Carignan	6
V. vinifera var. Cabernet Sauvignon	5 et 6
Hybride 19-421 Seyve-Villard	4 et 6

L'examen du tableau 17 montre que plus une plante est sensible, plus les premiers conidiophores sont émis tôt après l'inoculation.

Au fur et à mesure du temps qui s'écoule il se forme des conidies en chaîne sur les conidiophores les premiers formés, tandis que le mycélium en produit de nouveaux.

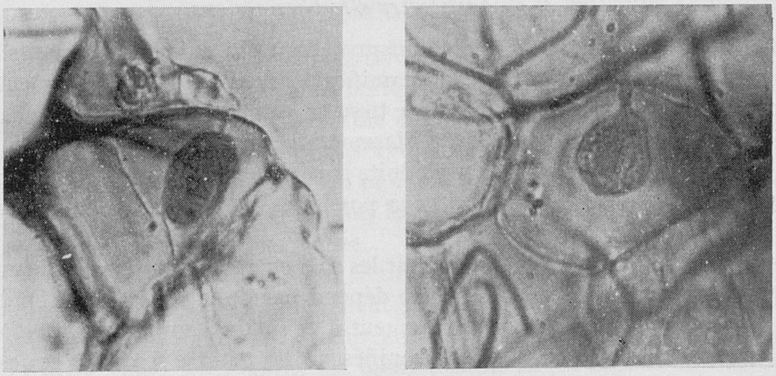


FIG. 42. — *Suçoirs d'*Uncinula necator *formés sur culture de tissus de* V. vinifera *var.* Aramon.

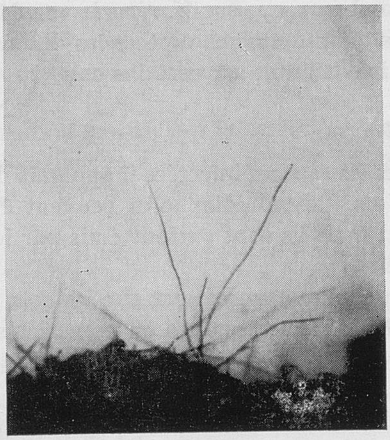


FIG. 43. — *Hyphes d'*Uncinula necator *formés sur culture de tissus de* V. vinifera *var.* Cabernet Sauvignon.



FIG. 44. — *Conidiophores formés sur des hyphes aériens d'*Uncinula necator *se développant sur une culture de tissus de* V. vinifera *var.* Aramon.

Il peut également se développer du mycélium sur les tiges qui portent les cals et ce mycélium peut y produire des conidiophores. Nous l'avons observé pour *V. vinifera* var. Aramon et *V. rupestris* du Lot ; sur cette dernière espèce les conidiophores étaient même plus nombreux sur la tige que sur le cal.

3º *Manifestation proprement dite de la résistance à l'oïdium lors de l'inoculation de cultures de tissus.*

La manifestation de la résistance sur les cultures de tissus se traduit par l'absence ou la présence de conidiophores et dans ce dernier cas par une densité plus ou moins élevée de ces organes.

Tout d'abord il peut ne pas se former de conidiophores, c'est ce qui se passe pour les cals de *T. lanceolarium* et qui représente le cas de résistance le plus élevé rencontré au cours de nos observations.

Ensuite il se forme plus ou moins de conidiophores selon que la plante est plus ou moins résistante. Chez *V. rupestris* il ne se forme que très peu de conidiophores en de rares points du cal. Chez *V. riparia* il s'en forme daventage, mais une dizaine de jours après l'inoculation une partie seulement du cal est envahie par le champignon. Chez *V. vinifera* la variété Baroque a des cals qui ne sont également envahis que partiellemnet au bout d'un certain délai. Par contre chez les variétés Carignan, Aramon et Cabernet-Sauvignon les cals présentent des conidiophores sur toute leur surface. Chez l'hybride interspécifique très sensible à l'oïdium 19-421 Seyve-Villard les conidiophores sont visibles sur tout le cal et sont plus denses que chez les variétés de *V. vinifera.*

4º *Conclusion.*

La sensibilité des cultures de tissus correspond à la sensibilité des feuilles et autres organes herbacés de la plante d'où elles proviennent. Les cals de tissus néoformés se comportent comme des milieux plus ou moins favorables au développement d' *Uncinula necator* selon la résistance de la plante qui a permis de les obtenir. On retrouve ici des constatations analogues à celles que nous avons faites pour *Plasmopara viticola* (D. BOUBALS, 1959).

d) MANIFESTATION DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ A L'OÏDIUM LORS DE L'INOCULATION DE VITACÉES CULTIVÉES EN SERRE HUMIDE ET OMBRÉE.

Après avoir étudié la manifestation de la résistance des Vitacées à l'oïdium dans des conditions bien particulières, de façon à analyser le phénomène, nous avons voulu revenir à des conditions plus proches de l'infection naturelle. Comme les observations d'inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Petri et de cultures de tissus de diverses Vitacées nous ont montré qu' *U. necator* pouvait se développer sur tous les genres de la famille, à condition qu'un certain microclimat soit réalisé, nous avons essayé d'inoculer le champignon sur des plantes entières en voie de croissance très active, placées dans une enceinte où ces conditions microclimatiques étaient réalisées.

1° *Méthode et matériel.*

Nous avons fait appel durant les mois d'avril et de mai à une serre froide, étroite, adossée à un mur, dont les paillassons étaient étendus sur le vitrage durant toute la journée. On y maintenait un degré hygrométrique très élevé par ruissellement d'eau sur les parois vitrées. Nous pensions que ces conditions qui sont très favorables à la croissance des plantes : chaleur due à l'insolation de la serre, humidité et ombrage, seraient également très bénéfiques pour l'oïdium. Il s'est avéré que ce sont ces conditions qui sont les plus favorables au développement d'*U. necator*, beaucoup plus que ne le sont les conditions de culture du champignon sur feuilles isolées en survie en boîte de Petri ou de culture de tissus de Vitacées, conditions où l'on est en particulier souvent gêné par le développement rapide de saprophytes des tissus et d'un parasite d'*U. necator*.

Les plantes en pots placées dans ces conditions ont eu deux feuilles par rameaux inoculées par l'oïdium en les mettant en contact avec des feuilles très atteintes par le champignon. L'inoculation a eu lieu sur les deux faces du limbe. Les feuilles ainsi inoculées ont été marquées. C'étaient toujours de jeunes feuilles, la deuxième et la troisième étalées sous le bourgeonnement, elles étaient donc en voie de croissance très active.

Les espèces auxquelles nous avons fait appel pour cette étude sont :

— *Tetrastigma lanceolarium* ;
— *Cissus incisa* ;
— *Parthenocissus quinquefolia* ;
— *V. rotundifolia* ;
— *V. rupestris* var. du Lot ;
— *V. riparia* var. Gloire de Montpellier ;
— *V. vinifera* var. Carignan ;

2° *Observations.*

Les observations ont porté sur les nécroses qui ont interessé les appressoria du mycélium ainsi que le limbe des feuilles parasitées par *U. necator*. Elles ont également porté sur le développement et la croissance du mycélium et plus particulièrement sur l'émission des conidiophores par ce mycélium. De façon à avoir un exposé ordonné nous allons indiquer les résultats de nos observations dans l'ordre des matières ci-dessus.

1. *Nécroses des appressoria.*

Dans les conditions d'inoculation de l'oïdium en serre humide et ombragée, on constate qu'il se produit également des nécroses sur les appressoria formés par les conidies en voie de germination et par le mycélium proprement dit.

Ces nécroses sont déjà nettement visibles 26 heures après l'inoculation sur *Tetrastigma lanceolarium*. Quatre jours après l'inoculation on en observe beaucoup sur cette même espèce ainsi que sur *Parthenocissus quinquefolia* et *Cissus incisa* ; il y en a également mais en moins grand nombre sur *V. rotundifolia* et *V. rupestris* ; sur *V. riparia* il n'y en a que très peu tandis que chez *V. vinifera* var. Carignan elles sont absentes. Chez cette variété très sensible, très rares étaient les appressoria bruns vingt et un jours après l'inoculation.



FIG. 45. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuille de plante de* Tetrastigma lanceolarium *cultivée en serre humide et ombragée.*

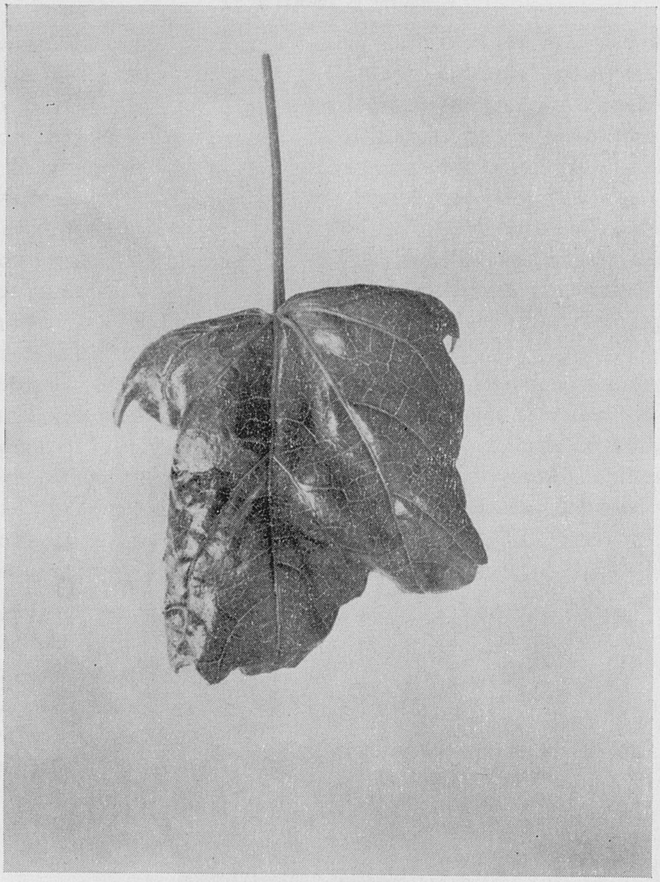


FIG. 46. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuille de plante de* Vitis rotundifolia *cultivée en serre humide et ombragée.*

2. *Nécroses de l'hôte.*

Le développement de l'oïdium sur les feuilles de toutes les espèces inoculées sauf chez *V. vinifera* var. Carignan, se traduit entre 8 jours et 13 jours environ après l'inoculation par un éclaircissement du limbe aux points d'inoculation, d'aspect analogue à la tache d'huile produite par *Plasmopara viticola* sur les feuilles de plantes sensibles à ce parasite. Chez *Parthenocissus quinquefolia* et *V. rotundifolia* (fig. 46), la face supérieure du limbe devient particulièrement brillante aux points où se développe le mycélium du champignon.

Chez *V. vinifera* var. Carignan ce symptôme n'apparaît pas nettement comme chez les autre espèces.

Au même moment les feuilles inoculées se déforment (fig. 45, 46, 47, 48) en se tordant et en se gaufrant. Cela provient de la diminution de la croissance de la zone de limbe infectée par rapport au restant de la feuille. Cette déformation n'est pas très sensible sur les feuilles de *V. vinifera* var. Carignan (fig. 49). Treize jours

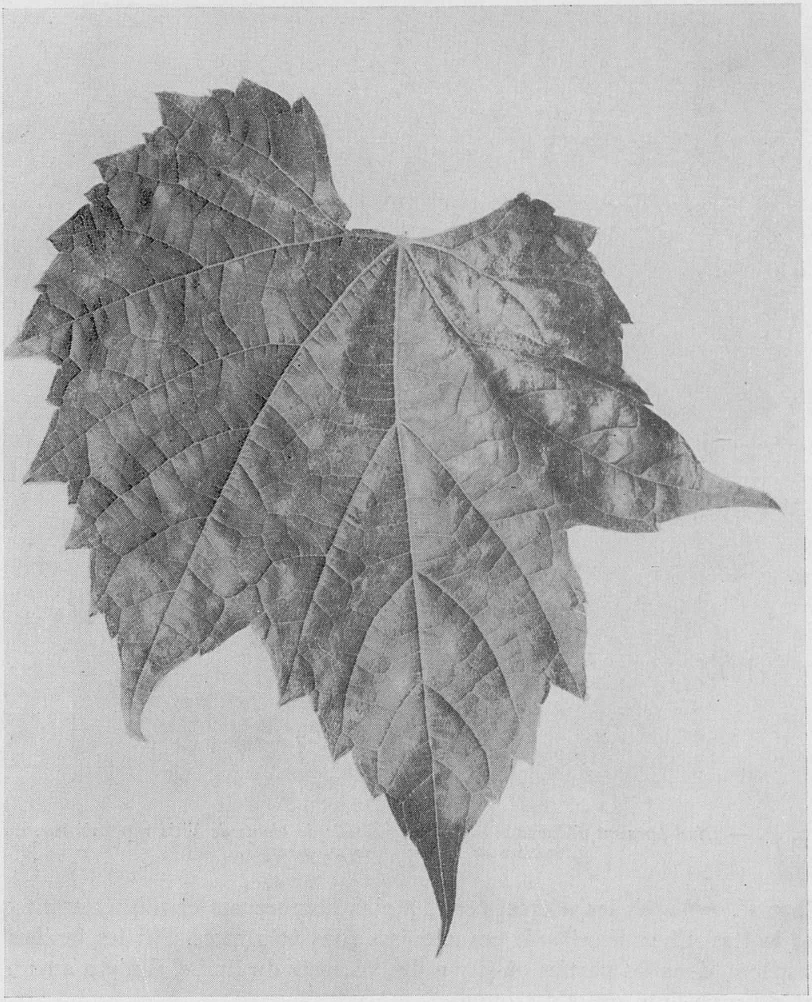


FIG. 47. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuille de plante de* Vitis riparia *var.* Gloire de Montpellier *cultivée en serre humide et ombragée.*

environ après l'inoculation, dans les zones où le mycélium se développe après l'apport de conidies d'*U. necator*, on constate l'existence de nécroses du limbe des feuilles. Chez *Tetrastigma lanceolarium* ces nécroses sont très limitées et n'intéressent qu'une ou plusieurs cellules sur lesquelles on peut voir des appressoria également nécrosés. Chez *Cissus incisa* le limbe prend rapidement une teinte grise et on distingue à l'examen microscopique des cellules et des groupes de cellules mortes. Sur ces cellules il y a souvent un ou plusieurs appressoria nécrosés. Chez *V. rotundifolia* les nécroses du limbe sont très nombreuses et intéressent également plusieurs cellules. Chez les trois espèces ci-dessus, vingt jours après l'inoculation, nous avons constaté que le mycélium qui traverse ces zones nécrosées est très souvent flétri.



FIG. 48. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuille de plante de* Vitis rupestris *var.* du Lot *cultivée en serre humide et ombragée.*

Chez *V. rupestris* les nécroses sont moins nombreuses et n'intéressent que des cellules isolées. Chez *V. riparia* ces nécroses sont très rares. Sur les feuilles de ces deux espèces, dans les parties où il y a des nécroses du limbe, il n'y a aucun flétrissement du mycélium qui s'y trouve.

Enfin, sur les feuilles de *V. vinifera* var. Carignan nous n'avons observé aucune nécrose du limbe causée par *U. necator*.

3. *Développement et croissance du mycélium.*

Aux emplacements d'inoculation nous avons constaté que quatre jours après l'inoculation les conidies avaient donné une quantité importante de mycélium croissant avec vigueur sur les feuilles de toutes les espèces inoculées. La quantité de mycélium était légèrement supérieure chez *V. vinifera* et *V. riparia*.

A partir des zones d'inoculation on a ensuite vu que le mycélium s'étend rapidement à toute la surface de la feuille de *V. vinifera* var. Carignan (fig. 49). Sur les feuilles de *V. riparia* (fig. 47) et *V. rupestris* (fig. 48) l'infection s'étend sur la feuille mais par zones plus ou moins limitées. Sur les feuilles inoculées de *T. lanceolarium* (fig. 45), *Cissus incisa, Parthenocissus quinquefolia, V. rotundifolia* (fig. 46) l'infection ne s'étend pas beaucoup sur la feuille.

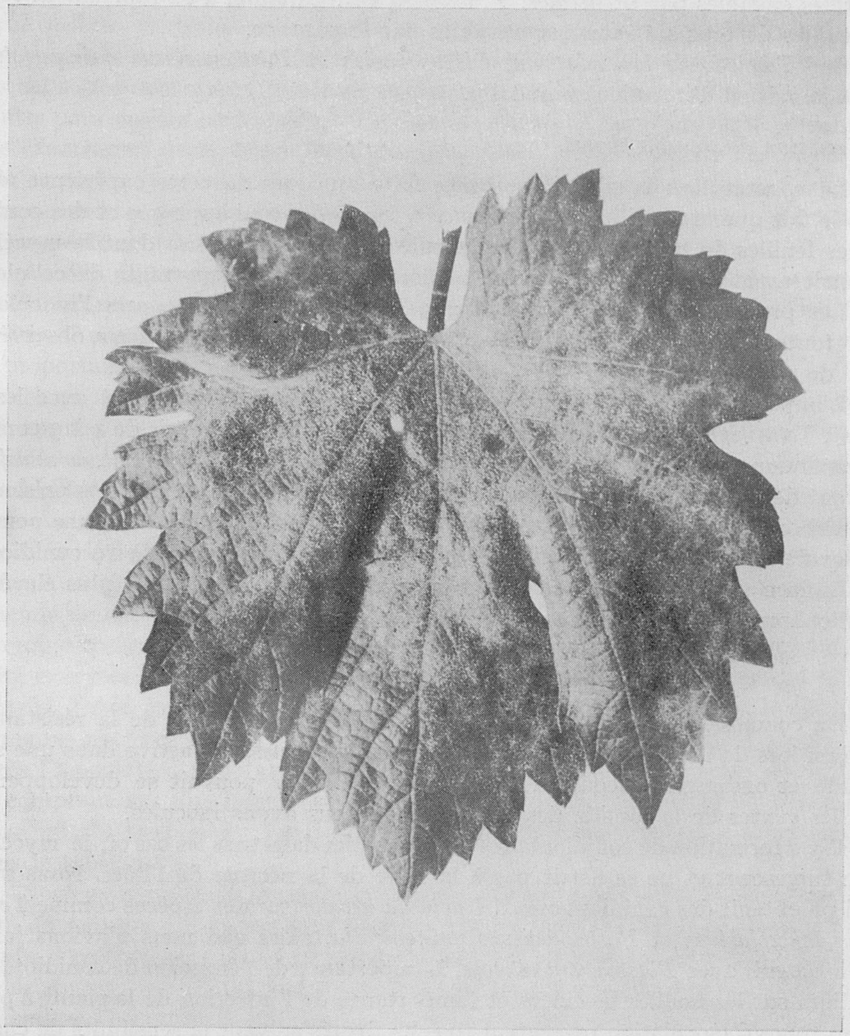


FIG. 49. — *Développement d'*Uncinula necator *sur feuille de plante de* Vitis vinifera *var.* Carignan *cultivée en serre humide et ombragée.*

Lors de l'inoculation de ces plantes en serre, le mycélium se développe dans certains cas non seulement sur tout le limbe des feuilles inoculées mais également sur d'autres feuilles des rameaux qui les portent et sur les feuilles de rameaux voisins. Cette extension de la maladie résulte sûrement du développement de conidies qui ont été apportées par inadvertance sur d'autres feuilles lors de l'inoculation des feuilles repérées et également qui proviennent des conidiophores portés par ces dernières lorsque l'infection s'est développée.

V. rotundifolia et *V. riparia* ont présenté ainsi des infections secondaires sur quelques jeunes feuilles. *V. rupestris* a eu de nombreuses feuilles, parties de rameaux

et vrilles envahies par *U. necator*. *V. vinifera* var. Carignan a eu rapidement toutes les feuilles de tous ses rameaux envahies par le parasite.

Sur *Tetrastigma lanceolarium, Cissus incisa* et *Parthenocissus quinquefolia* il n'y a jamais eu d'infection secondaire.

4. *Emission des conidiophores.*

La constatation la plus importante faite au cours de cette expérience réside dans le fait que le mycélium d'*U. necator* a formé des conidiophores et des conidies sur les feuilles de toutes les espèces inoculées sauf *Cissus incisa* dont le mycélium se flétrit rapidement par suite de la nécrose de groupes importants de cellules.

Les premiers conidiophores sont apparus 8 jours environ après l'inoculation pour toutes les espèces sauf sur *Tetrastigma lanceolarium* où on les a observés au bout de 10 jours.

L'importance de l'émission des conidiophores varie évidemment avec les espèces : *Tetrastigma lanceolarium* porte peu de conidiophores garnis de 1 à 3 conidies au maximum. Il en est de même chez *Parthenocissus quinquefolia* et *V. rotundifolia*. Au bout de 22 jours après l'inoculation les feuilles de *V. riparia* (fig. 47) présentent de nombreux conidiophores portant jusqu'à 6 conidies. Il en est de même pour les feuilles de *V. rupestris* (fig. 48) dont les conidiophores ont jusqu'à 10 conidies.

Enfin c'est *V. vinifera* var. Carignan qui présente la densité la plus élevée de conidiophores les plus garnis en conidies (fig. 49).

3° *Conclusion.*

En conclusion nous dirons que l'étude de la manifestation de la résistance à l'oïdium lors de l'inoculation de plantes en voie de croissance active dans une serre humide et ombragée, a confirmé qu' *Uncinula necator* pouvait se développer sur tous les genres de la famille des Vitacées que nous avons inoculés.

Il y a formation de conidiophores et de conidies dans tous les cas où le mycélium reste turgescent et ne se flétrit pas à la suite de la nécrose de l'hôte. Nous avons ainsi pu obtenir des conidiophores d'*Uncinula necator* sur des espèces comme *Tetrastigma lanceolarium* et *Parthenocissus quinquefolia,* alors que nous n'avions jamais pu en obtenir avec *Plasmopara viticola*. L'importance de l'émission de conidiophores d'oïdium sur les feuilles inoculées et l'importance de l'infection de la plante à partir de ces zones d'inoculation présentent tous les degrés suivant la sensibilité de chaque espèce. Donc il semble que, comme pour le mildiou de la vigne, il y ait une cause de résistance à l'oïdium agissant quantitativement dans la famille des Vitacées.

B — Hypothèses sur la nature des causes de la résistance des Vitacées a l'oïdium.

Les observations que nous avons effectuées sur la manifestation de la résistance et la sensibilité à *Uncinula necator* dans diverses conditions nous permettent de faire des hypothèses sur la nature des causes de la résistance à l'oïdium.

La première cause que l'on peut mettre en avant pour expliquer la résistance est la nécrose des appressoria qui se produit plus ou moins fréquemment sur les feuilles des Vitacées. Il est évident que cette nécrose, en s'opposant à la formation

des suçoirs et par là à l'alimentation normale du champignon, gêne le développement du mycélium. Cette nécrose n'arrête pas totalement la croissance du mycélium car elle reste très limitée sur le champignon, et dans le renflement du mycélium à partir duquel se forment un ou plusieurs appressoria la partie susceptible de continuer à croître pour donner un hyphe n'est nullement altérée. Les choses ne se passent donc pas exactement de la même façon pour *Uncinula necator* et pour *Plasmopara viticola*, la survie de ce dernier n'étant pas possible dans les stomates des espèces les plus résistantes puisque c'est tout le tube germinatif de la zoospore qui est nécrosé et pas seulement les suçoirs envoyés dans les cellules.

Le rôle de la nécrose des appressoria en tant que cause directe de la résistance à l'oïdium est certainement important chez des espèces comme *Tetrastigma lanceolarium, Cissus quadrangularis* et *Parthenocissus quinquefolia* où nous avons vu que la proportion d'appressoria nécrosés est très élevée.

Nous nous sommes demandé un certain temps si la fréquence de la nécrose des appressoria ne permettait pas d'expliquer les différences de sensibilité entre variétés de *V. vinifera* En effet, une première série d'observations effectuées sur des feuilles inoculées en boîte de Petri des variétés AUBUN, ARAMON et CARIGNAN nous avait permis de constater qu'il y avait d'autant plus de nécroses d'appressoria que la variété était plus résistante à l'oïdium. Nous avons alors examiné le comportement de 18 variétés de *V. vinifera* de sensibilité à l'oïdium très différente. Pour chacune de ces variétés nous avons inoculé en boîte de Pétri trois feuilles en voie de croissance prélevées sur des souches se développant en plein champ. L'inoculation a été exécutée sur toutes les feuilles avec la même suspension de conidies très concentrée. Deux jours après l'inoculation nous avons noté le nombre d'appressoria primaires nécrosés sur 35 de ces organes comptés sur chaque feuille. Quatre jours après l'inoculation nous avons noté l'importance du développement du mycélium en comptant sur une longueur donnée de nervures le nombre de filaments mycéliens qui s'y trouvaient. Les résultats des observations effectuées sont rapportés dans le tableau 18.

Nous avons calculé le coefficient de corrélation entre le total pour chaque variété du nombre des appressoria nécrosés sur les trois feuilles et le nombre de filaments mycéliens rencontrés en moyenne sur une longueur donnée de nervures. Le coefficient est $r = -0{,}011$. Il ne semble donc pas y avoir de relation chez *V. vinifera* entre le nombre d'appressoria nécrosés et la sensibilité plus ou moins grande des variétés dans les conditions d'infection de feuilles isolées en survie en boîte de Petri en atmosphère humide.

Dans le tableau 6 du chapitre IV nous avons indiqué la notation de la sensibilité à l'oïdium du feuillage en voie de croissance et des grappes de douze variétés figurant dans le tableau 18. On peut en comparant ces deux tableaux se rendre compte qu'il n'y a pas non plus de relation entre le nombre d'appressoria nécrosés et la sensibilité à l'oïdium en plein champ de ces variétés.

La deuxième cause de résistance qui apparaît à la suite de nos observations est la nécrose des cellules de l'hôte dans lesquelles le mycélium du champignon envoie des suçoirs. Nous avons vu chez *Cissus incisa* que ces mortifications s'accompagnaient du flétrissement du mycélium et par là de l'arrêt de l'infection. Cette cause joue certainement aussi un rôle dans la résistance en plein champ d'espèces comme *V. riparia, V. rupestris*, etc... et de nombreux hybrides producteurs directs.

Mais si elle contribue à limiter les infections qui se produisent il ne s'agit tout de même pas là d'une cause de résistance primordiale.

Finalement, dans l'état actuel des connaissances que nous avons acquises il semble que pour expliquer la résistance à *Uncinula necator* des Vitacées et en particulier du genre *Vitis* on doive faire l'hypothèse, comme dans le cas de la résistance à *Plasmopara viticola,* d'une cause d'ordre physiologique qui agirait sur la nutrition proprement dite du champignon parasite en la défavorisant plus ou moins.

TABLEAU 18

*Densité des appressoria nécrosés et des filaments mycéliens d'*U. necator *sur des feuilles de dix huit variétés de* V. vinifera *inoculées en boîte de Petri.*

	Nombre d'appressoria nécrosés sur 35 par feuille				Nombre moyen de filaments mycéliens sur une longueur donnée de nervures
	Feuille 1	Feuille 2	Feuille 3	Total	
Syrah	13	7	12	32	15,0
Folle blanche	23	28	29	80	23,0
Alicante Bouschet	21	19	15	55	27,0
Morrastel Bouschet	1	12	8	21	56,5
Aubun	18	31	13	62	31,4
Gamay	23	18	22	63	43,7
Carignan	12	16	10	38	45,5
Aramon	19	17	16	52	28,0
Terret gris	17	22	29	68	28,2
Grenache	25	28	21	74	18,0
Verdesse	20	24	30	74	32,2
Durif	12	15	6	33	13,5
Cot	30	23	17	70	36,7
Pinot	30	29	20	79	36,0
Calitor	10	11	6	27	20,0
Melon	26	22	23	71	27,5
Marsanne	23	6	12	41	27,5
Sauvignon	24	25	28	77	37,5

Cependant on peut dire que le ou les facteurs d'ordre nutritif intéressés dans la résistance à l'oïdium ne sont pas les mêmes que ceux qui interviennent dans le cas de la résistance au mildiou puisque nous avons vu qu'il n'y a pas de relation entre ces deux résistances chez les hybrides issus de croisements entre les espèces du genre *Vitis*.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES VITACÉES A *UNCINULA NECATOR.*

INTRODUCTION

Nous avons étudié le mode de transmission héréditaire de la résistance à *Unci-nula necator* dans le cadre du genre *Vitis* qui est le seul qui nous intéresse pour les travaux d'amélioration de la vigne. Autrement dit, nous avons donc étudié le mode de transmission héréditaire de la cause d'ordre physiologique que les tissus de l'hôte opposent à la nutrition et par là à la croissance du mycélium du champignon.

L'étude que nous avons faite du comportement à l'égard d' *Uncinula necator*, d'une collection d'hybrides interspécifiques complexes dits « hybrides producteurs » et dont nous avons donné les résultats dans la première partie du présent travail, a permis de voir qu'entre la très grande résistance et la très grande sensibilité au champignon il existe divers degrés intermédiaires. De plus nos recherches sur la détermination des causes de la résistance à l'oïdium ont également montré que celles-ci paraissent agir d'une manière quantitative. Tout cela nous a conduit à penser que la résistance à l'oïdium est sûrement, du point de vue héréditaire, sous la dépendance d'un système de polygènes. C'est là l'hypothèse de travail que nous avons essayée de vérifier en utilisant les techniques que nous avons mises en œuvre lors de l'étude du mode de transmission héréditaire de la résistance au mildiou (D. Boubals, 1959).

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES

Le matériel qui a été utilisé dans l'étude du mode de transmission héréditaire de la résistance à l'oïdium a été constitué par des descendants de croisements et d'autofécondations cultivés en plein champ (vignes et pépinières) et en serre (plant de semis en pots).

On a prélevé sur ces plantes des feuilles en voie de croissance active, en général la 2^e^ ou 3^e^ feuille étalée sous le bourgeonnement, on les a inoculées par *Uncinula necator* et on les a placées en survie dans des boîtes de Petri. Sur ces feuilles les conidies ont été apportées en une seule fois par pulvérisation d'une suspension concentrée de conidies.

Les boîtes de Petri ont été humidifiées sans excès, juste pour empêcher un flétrissement des feuilles. Elles ont été laissées à la température du laboratoire : 22°-24°C.

Le cinquième ou le sixième jour après l'inoculation on a noté l'intensité du développement du mycélium d'après une échelle comprenant cinq classes qui ont été définies dans le chapitre IV de la première partie.

CHAPITRE II

ÉTUDE DES RÉSULTATS D'INOCULATION DE DESCENDANCES ISSUES DE CROISEMENTS ET D'AUTOFÉCONDATIONS.

Nous avons étudié la transmission héréditaire de la résistance à *Uncinula necator* dans le cas des croisements interspécifiques entre *V. vinifera* et *V. riparia*, *V. rupestris*, *V. cordifolia*, *V. rotundifolia*. Nous n'avons pu faire des observations aussi nombreuses que celles que nous avons faites pour ce qui est de la résistance au mildiou. En effet, nous avons rencontré de grandes difficultés pour nous procurer des conidies d'oïdium en abondance. De plus, en boîte de Petri, *Uncinula necator* est parfois très attaqué et détruit par un parasite ce qui empêche d'obtenir des résultats d'inoculation de descendances.

Les inoculations de parents, de F1 et de F2 ont immédiatement montré :

1º) qu'en F1 la résistance était intermédiaire entre celle des parents,

2º) qu'en F2 on obtenait une distribution très étalée avec quelques types ayant la résistance ou la sensibilité des parents et surtout beaucoup de types intermédiaires.

Ce comportement des descendances F1 et F2 nous a immédiatement confirmé que la résistance à l'oïdium était probablement sous la dépendance d'un système de polygènes.

Nous avons donc interprété les résultats de transmission héréditaire de la même façon que ceux que nous avions obtenus lors de nos recherches sur la génétique de la résistance à *Plasmopara viticola* (D. BOUBALS, 1959). Nous avons appliqué à cet effet les principes de la génétique biométrique que nous avons exposés dans cette précédente publication.

Nous avons tout d'abord recherché une échelle qui convienne pour l'analyse des résultats d'inoculation des descendances. Pour cela nous avons caractérisé chaque classe de notation de la résistance ou de la sensibilité en boîte de Petri à l'aide d'un critère précis. Nous avons utilisé le nombre de filaments mycéliens rencontrés sur une longueur donnée de nervures de feuilles infectées observées au microscope à faible grossissement. Dans des descendances, après le tri en cinq classes, on a compté le nombre de filaments mycéliens sur les nervures de feuilles appartenant à chacune de ces classes. En effectuant la moyenne des observations faites pour chaque classe on a obtenu la nouvelle échelle suivante :

ancienne échelle	:	1	2	3	4	5
nouvelle	:	0,5	1,2	2,9	4,5	8,3

Cette nouvelle échelle a permis de calculer la valeur moyenne et la variance du caractère étudié pour les parents et les diverses descendances.

Nous allons maintenant indiquer le détail des résultats que nous avons obtenus pour chaque type de croisement interspécifique envisagé.

V. vinifera × *V. riparia.*

Les caractéristiques des parents et des descendances inoculés sont indiquées dans le tableau 19. La valeur du caractère de résistance ou de sensibilité chez les parents et le clone F1 595 Oberlin a été déterminée sur des feuilles de la même souche.

TABLEAU 19

*Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium d'*U. necator *sur les feuilles inoculées en boîte de Petri dans le cas du croisement* V. vinifera × V. riparia

Descendance	Génération	Classes de résistance					Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		1 0,5	2 1,2	3 2,9	4 4,5	5 8,3		Arith.	Géom.	
V. riparia var. Gloire (1)	P_r	1	1	1			1,53 ± 0,70			1,52
V. vinifera var. Gamay (1)	P_{v1}				3		4,5			
Moyenne des 2 parents.	M							3,01	2,62	
595 Oberlin clone (1) ...	F_1			3	1		3,30 ± 0,40			0,64
Autofécondation 595 Oberlin (Gamay × Riparia)..............	F_2	11	16	42	14	8	3,03 ± 0,20	3,15	2,94	4,19
V. vinifera var. Carignan (1)............	P_{v2}					5	8,3			
Moyenne des 2 parents .	M							4,91	3,56	
V.vinifera var. Carignan × *V. riparia* var. Gloire	F_1			15	12	5	4,34 ± 0,33			3,54

(1) Inoculation de feuilles d'une même souche.

Nous avons tout d'abord testé la valeur de l'échelle basée sur le nombre de filaments pour l'analyse biométrique des résultats.

Pour cela nous avons appliqué les tests indiqués par K. MATHER (1949) que nous avons exposés dans notre précédent travail sur la transmission héréditaire de la résistance au mildiou (D. BOUBALS, 1959).

Nous avons pu voir que les effets des gènes sont en moyenne simplement additifs et que la contribution des facteurs non héréditaires est indépendante du génotype.

La comparaison des moyennes observées et des moyennes théoriques (arithmétiques et géométriques) montre que les effets cumulatifs des gènes sont de nature arithmétique et que de plus il n'y a pas de phénomène de dominance.

V. vinifera × *V. rupestris.*

Les caractéristiques des parents et des descendances inoculés sont indiquées dans le tableau 20. Comme dans le cas du croisement précédent la valeur du caractère

de résistance ou de sensibilité chez les parents et le clone F1 1202 C a été déterminée sur des feuilles de la même souche.

TABLEAU 20

*Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium d'*U. necator *sur les feuilles inoculées en boîte de Petri dans le cas du croisement* V. vinifera × V. rupestris.

Descendance	Génération	Classes de résistance					Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		1 0,5	2 1,2	3 2,9	4 4,5	5 8,3		Arith.	Géom.	
V. rupestris var. Martin ([1])	P_{r_1}		3				1,2			
V *rupestris* var. du Lot ([1])	P_{r_2}		2	2			2,05 ± 0,48			0,96
V. *vinifera* var. Mourvèdre ([1])	P_{v_1}				3		4,5			
Moyenne des 2 parents Pr1 et Pv1	M							2,85	2,32	
1202 C (clone) ([1])	F_1			4			2,9			
Autofécondation de 1202 C (Mourvèdre × Rupestris Martin)	F_2		5	26	35	7	4,06 ± 0,17	2,87	2,59	2,89
1202 C. × V. *rupestris* var. du Lot	B. C.		6	17	8		2,98 ± 0,20	2,47	2,43	1,25
V. vinifera var. Chasselas ([1])	P_{v_2}				3		4,5			
Moyenne des 2 parents Pr2 et Pv2	M							3,27	3,03	
V. vinifera var. Chasselas × *V. rupestris* var. du Lot	F_1			5	6		3,77 ± 0,24			0,69

([1]) Inoculation de feuilles de la même souche.

Dans le cas de ces résultats interprétés avec l'échelle basée sur le nombre de filaments les tests indiqués par K. Mather sont également satisfaits.

L'examen du tableau 20 montre que les effets cumulatifs des gènes sont de nature arithmétique mais qu'il paraît y avoir un phénomène de dominance partielle de la part des gènes de sensibilité de *V. vinifera* dans le cas de tous les croisements.

V. vinifera × V. cordifolia.

Dans le cas de ce croisement nous disposons seulement d'observations sur l'inoculation des descendants de l'autofécondation du clone F1 98-76 Couderc

(*V. vinifera* var. Bourrisquou × *V. cordifolia*). Les caractéristiques de celui-ci ainsi que celles des parents sont données dans le tableau 21.

TABLEAU 21

*Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium d'*U. necator *sur les feuilles inoculées en boîte de Pétri dans le cas du croisement* V. vinifera × V. cordifolia.

Descendance	Génération	Classes de résistance 1 0,5	2 1,2	3 2,9	4 4,5	5 8,3	Moyennes observées	Moyennes théoriques Arith.	Géom.	Variance
V. cordifolia (1)	P*c*			3			2,9			
V. vinifera var. Bourrisquou (1)...........	P*v*				3		4,5			
Moyenne des 2 parents .	M							3,70	3,61	
98-76 C. (clone) (1).....	F1			3			2,9			
Autofécondation de 98-76 C...............	F2		4	12	13	3	3,84 ± 0,31	3,30	3,23	3,34

(1) Inoculation de feuilles d'une même souche.

Dans ce cas également on constate que le mode d'action des gènes est de nature arithmétique.

V. vinifera × *V. rotundifolia.*

Il s'agit là d'un croisement entre une plante à n = 19 chromosomes et une plante à n = 20.

Deux descendants F1 ont pu être obtenus aux États-Unis. Le B 4-50: *V. vinifera* var. Black Morocco × *V. rotundifolia* var. Thomas a été noté 3 en boîte de Pétri (moyenne observée 3,48) et le B 4-52 *V. vinifera* var. Sémillon × *V. rotundifolia* a été noté 4 (moyenne observée 4,9).

Le *V. rotundifolia* étant de la classe 1 et le Sémillon de la classe 4 la moyenne arithmétique des deux parents est de 2,50. Donc le B 4-52 qui présente d'ailleurs souvent des atteintes d'oïdium lorsqu'il est cultivé en serre est nettement plus sensible que ce à quoi l'on pouvait s'attendre.

En conclusion nous pouvons dire que dans les croisements interspécifiques du genre *Vitis* la résistance à *Uncinula necator* présente une hérédité polygénique analogue à celle de la résistance à *Plasmopara viticola*. Cependant nous avons déjà vu qu'il ne s'agit pas des mêmes gènes et qu'il n'y a aucune corrélation entre résistance au mildiou et résistance à l'oïdium chez les hybrides interspécifiques du genre *Vitis*.

La résistance des Vitacées à l'oïdium étant sous la dépendance d'un système polygénique on peut, par analogie avec ce que nous avons vu pour le mildiou de la vigne : *Plasmopara viticola* (D. BOUBALS, 1959) et avec ce que l'on sait également pour le mildiou de la pomme de terre *Phytophtora infestans* (TOXOPEUS, 1956), émettre sans grand risque d'erreur une opinion au sujet de l'existence de races

physiologiques du champignon et de leur conséquence pour les travaux d'amélioration de la résistance à l'oïdium. Comme tout champignon phytopathogène, *Uncinula necator* est susceptible d'être constitué par plusieurs races. Il est par exemple possible de rencontrer dans la nature une augmentation de virulence dans une provenance donnée de ce champignon. Mais parce que la résistance à l'oïdium est sous la dépendance de nombreux gènes à action additive, cet accroisement de virulence ne doit pas se traduire par la transformation brutale d'un plant résistant en une plante très sensible.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

L'étude des causes de la résistance des Vitacées à l'oïdium : *Uncinula necator* et de leur mode de transmission héréditaire a été effectuée selon une méthode de travail identique à celle que nous avons utilisée lors de l'étude de la résistance des vignes au mildiou *Plasmopara viticola*.

Le comportement du champignon de l'oïdium a été examiné sur l'éventail de genres de Vitacées le plus étendu possible et dans les conditions d'infection les plus diverses. L'étude des réactions du champignon à l'égard des hôtes et de ces derniers à l'égard du premier a permis de faire des hypothèses bien étayées au sujet de la nature des principales causes de la résistance.

La capacité, possédée par certaines Vitacées des genres *Tetrastigma, Cissus* et *Parthenocissus* qui sont très éloignée du point de vue phylogénétique de la vigne cultivée, d'induire une nécrose pratiquement constante des appressoria et des haustoria formés par le mycélium du champignon au contact de leurs organes herbacés est très vraisemblablement une cause de résistance importante par la gêne qu'elle oppose à la croissance de ce mycélium.

Lorsque la nécrose ne se produit pas chez tous les *appressoria* et *haustoria* formés, comme cela est en particulier le cas pour les espèces du genre *Vitis*, une deuxième cause de résistance intervient pour limiter quantitativement l'infection par *Uncinula necator*. Tout se passe alors comme si, par suite de l'intervention de cette cause inhérente à la constitution biochimique de l'hôte, la nutrition du champignon paraissait moins bien assurée.

L'étude du mode de transmission héréditaire de la cause de résistance à l'oïdium précédente a été réalisée d'après les principes de la génétique biométrique dans le cadre du genre *Vitis*. Elle paraît être sous la dépendance d'un système polygénique dans lequel l'action des facteurs est de nature arithmétique.

La transmission héréditaire de la cause primordiale de résistance à l'oïdium s'effectue donc d'une façon identique à celle de la principale cause de résistance au mildiou, mais ces deux causes ne sont pas commandées par le même système polygénique ni par des systèmes polygéniques ayant des éléments communs car il n'existe aucune relation entre la résistance à l'oïdium et la résistance au mildiou des hybrides interspécifiques du genre *Vitis*.

La sélection des plantes résistantes à l'oïdium peut se faire par des méthodes identiques et au même moment que la sélection pour la résistance au mildiou grâce à la notation du développement d'*Uncinula necator* sur le feuillage des plants de semis.

Reçu pour publication en mars 1961.

SUMMARY

STUDY OF THE CAUSES OF RESISTANCE OF *Vitaceae* TO VINE POWDERY MILDEW (*Uncinula necator* (SCHW.) BURR.) AND THEIR INHERITANCE.

The study of the causes of resistance of *Vitaceae* to powdery mildew *Uncinula necator* and of their inheritance has been carried on according to a method similar to the one used in the study of resistance to downy mildew, *Plasmopara viticola.*

The behaviour of the fungus of powdery mildew has been observed on the greatest number of genera and under the most various conditions of infection. The study of the interactions between the fungus and the hosts has allowed to form well-supported hypothesis about the nature of the main causes of resistance.

Some *Vitaceae* among the genera *Tetrastigma, Cissus* and *Parthenocissus* which are very far from one another on the phylogenetical point of view of the cultivated vine, are able to induce a practically constant necrosis of appressoria and haustoria formed by the mycelium of the fungus by contact with their herbaceous organs ; this capacity is surely an important cause of resistance, by preventing the growth of this mycelium.

When necrosis does not appear in all the formed appressoria and haustoria, as it is particularly the case for the species of the genus *Vitis,* a second cause of resistance occurs in order to limit quantitatively the infection by *Uncinula necator.* Then, by the occurrence of this cause inherent to the biochemical constitution of the host, the nutrition of the fungus would seem to be less ensured.

The study of inheritance of the cause of resistance to powdery mildew has been realised after the principles of biometrical genetics within the limits of the genus *Vitis.* It seems to be depending on a polygenic system in which the action of factors is of an arithmetical nature.

The inheritance of the main cause of resistance to powdery mildew is carried out in the same way as the inheritance of the main cause of resistance to downy mildew, but these two causes are certainly controlled neither by the same polygenic system, nor by polygenic systems having common elements, because there is no relation between resistance to powdery mildew and resistance to downy mildew in the interspecific hybrids of the genus *Vitis.*

The breeding of plants resistant to powdery mildew can be made by similar methods and at the same time as the breeding for resistance to downy mildew, thanks to the notation of the development of *Uncinula necator* on the foliage of seedlings.

ZUSAMMENFASSUNG

UNTERSUCHUNG ÜBER DIE URSACHEN DER RESISTENZ DER REBGEWÄCHSE GEGEN DEN ECHTEN MEHLTAU (*Uncinula necator* (SCHW.) BURR.) UND DIE ART DER ERBLICHEN UBERTRAGUNG.

Die Untersuchung über die Ursachen der Rebgewächsresistenz gegen den echten Mehltau : *Uncinula necator* und die Art der erblichen Ubertragung wurde nach der gleichen Methode, wie für die Resistenz gegen den falschen Mehltau : *Plasmopara viticola* geführt.

Das Verhalten des Pilzes wurde auf der Basis der grösstmöglichen Anzahl Rebgewächse und bezüglich der vielfältigsten Infektionsbedingungen untersucht. Die Reaktionen des Pilzes gegenüber Wirtspflanze und diejenige der Pflanze gegenüber Pilz erlaubte gut fundierte Annahmen über die Hauptursachen der Resistenz aufzustellen.

Das Vermögen gewisser Rebgewächse der phylogenisch der Rebe sehr entfernt stehenden Gattungen *Tetrastigma, Cissus* und *Parthenocissus,* eine praktisch konstante Nekrose der appressiora und haustoria, durch das Myzelium des Pilzes in Berühung mit den grünen Organen einzuleiten, ist sehr wahrscheinlich eine wichtige Resistenz-Ursache durch die Behinderung, die sie dem Wachstum des Myzeliums entgegenstellt.

Falls die Nekrose sich nicht bei allen appressoria und haustoria bildet, wie dies besonders fur die Arten der Gattung Vitis der Fall ist, so tritt eine zweite Resistenzursache ein, um quantitativ die Infektion durch *Uncinula necator* zu begrenzen. Es hat dann Auschein, als ob durch diese Ursache, die der biochemischen Konstitution des Wirtes innewohnt, die Ernährung des Pilzes weniger gesichert scheint.

Die Untersuchung der Art und Weise, mit welcher sich die Resistenzursache erblich überträgt, wurde nach den Prinzipien der biometrischen Genetik im Rahmen der *Vitis*-Gattung durchgeführt. Sie scheint von dem polyfaktoriellen System abzuhängen, in welchem die Wirkung der Faktoren arithmetischer Art ist.

Die erbliche übertragung der Hauptursache der Resistenz gegen den echten Mehltau geschieht auf die glieche Art wie diejenige gegen den falschen Mehltau, aber die zwei Ursachen sind bestimmt weder durch dasselbe polyfaktorielle System noch durch ein System mit gleichen Elementen ausgelöst, dem es besteht keine Verbindung zwischen der Resistenz gegen echten und falschen Mehltau der innerspezifischen Hybriden der Gattung *Vitis*.

Die Selektion der resistenten Pflanzen kann mit gleichen Methoden und zur gleichen Zeit für den echten und den falschen Mehltau geschehen, dank der Notierung der Entwicklung von *Uncinula necator* auf den Blättern der Sämlinge.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARNAUD G. et M., 1931. *Traité de pathologie végétale*. 2 vol., 1831 pp., Lechevalier, Paris.

BOUBALS D., VERGNES A. et BOBO H., 1955. Essais de fongicides organiques dans la lutte contre le mildiou de la vigne effectués en 1954. *Progr. Agric. Vitic.*, **143**, 64-74.

BOUBALS D., 1956. Amélioration de la résistance de la vigne au mildiou (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.). Recherche de géniteurs de résistance. *Ann. Amélior. Plantes*, 481-525.

BOUBALS D., 1957. Sur le comportement des Vitacées à l'égard du mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.). *C. R. Acad. Sci.*, **244**, 1535-1537.

BOUBALS D., 1957. Sur le comportement du mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.) lors de l'inoculation de cultures de tissus de Vitacées. *C. R. Acad. Sci.*, **244**, 1816-1818.

BOUBALS D., 1959. Contribution à l'étude des causes de la résistance des Vitacées au mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.) et de leur mode de transmission héréditaire. Thèse de doctorat ès sciences. *Ann. Amélior. Plantes*, 1-236.

BREBION G., 1951. La culture de l'*Uncinula nector* sur feuilles isolées de vigne. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **98**, 161-165.

COOKE M. C., 1888. On fungoid diseases of the vine. *J. Nov. Hort. Soc.*

DELP C. J., 1954. Effect of temperature and humidity on the grape powdery mildew fungus. *Phytopathology*, **44**, 615-626.

FARLOW W. G., 1887. Notes on some common diseases caused by fungi. *Bull. Bussey Inst.*, **2**, 106-114.

GALLOWAY B. T., 1895. Observation on the development of *Uncinula spiralis*. *Bot. Gaz.*, **20**, 486-491, pl. 32 et 33.

ISTVANFFI G., 1904. Sur l'hivernage de l'oïdium de la vigne. *C. R. Acad. Sci.*, **238**, p. 596.

KUHNHOLTZ-LORDAT G., 1947. *Flore des environs immédiats de Montpellier*. 457 pp., Lechevalier, Paris.

LAFON J., COUILLAUD P., GAY-BELILLE F. et LACOUTURE J,. 1960. Compte-rendu d'essais 1959 contre le mildiou de la vigne (fongicides et appareils). Station viticole de Cognac.

LONGREE K., 1939. The effect of temperature and relative humidity on the powdery mildew of roses. *Cornell Agric. Exp. Sta., Memoir* **223**.

MATHER K., 1949. *Biometrical genetics*. 162 pp., Methuen, London.

MOREL G., 1948. Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux. Thèse de doctorat ès-sciences, Univ. de Paris. *Ann. Epiphyties*, **14**, 127-229.

OIDIUM, 1953. Septième Congrès International de la vigne et du vin : rapports et actes. *Office Intern. Vin*, 1026 pp., Paris.

PECK, 1876. *Uncinula ampelopsidis* Peck. *Trans. Albany Inst.*, **7**, 216.

RAMSAY J. A., BUTLER C. C. and SANG J. H., 1938. The humidity gradient at the surface of a transpiring leaf. *J. Exp. Biol.*, **15**, 253-265.

SALMON E. E., 1900. A monograph of the Erysiphaceae. *Mem. Torrey Bot. Club*.

THIET H. F., 1939. The relative humidity gradient of stomatal transpiration. *Amer. J. Bot.*, **26**, 315-319.

TOXOPEUS H. J., 1956. Reflections on the origin of new physiologic races in *Phytophthora infestans* and the breeding for resistance in potatoes. *Euphytica*, **5**, 221-237.

VIALA P. et RAVAZ L., 1882. Recherches expérimentales sur les maladies de la vigne. *C. R. Acad. Sci.*, **106**, p. 1711.

VIALA P., 1889. *Une mission viticole en Amérique*. 387 pp., Masson, Paris.

VIALA P., 1893. *Les maladies de la vigne*. 595 pp., Masson, Paris.

VIENNOT-BOURGIN G., 1949. *Les champignons parasites des plantes cultivées*. 2 vol., 1830 pp., Masson, Paris.

YARWOOD C. E. and HAZEN W. E., 1944. The relative humidity at leaf surfaces. *Amer. J. Bot.*, **31**, 129-135.

YOSSIFOVITCH Mladen, 1923. *Contribution à l'étude de l'oïdium de la vigne et de son traitement*. Thèse Fac. Sciences, 176 pp., Bonnet, Toulouse.

Ann. Amélior. Plantes, 1961, **11**.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1961

A. BERBIGIER. — Données préliminaires sur l'utilisation de lignées pures dans l'amélioration du Seigle 313

D. BOUBALS. — Étude des causes de la résistance des Vitacées à l'Oïdium de la Vigne — *Uncinula necator* (SCHW.) BURR. — et de leur mode de transmission héréditaire 401

Yvonne CAUDERON, Bernadette SAIGNE. — Obtention d'amphidiploides à partir de F_1 (*Triticum aestivum* x *Secale cereale*) 369

Y. DEMARLY, L. HEDIN, C. HUTIN, J. REBISCHUNG. — Le VIII[e] Congrès international des herbages de Reading 99

P. DOMMERGUES. — Action des rayons Gamma sur les bourgeons de la variété de Poirier *Max Red Bartlett* 349

R. ÉCOCHARD. — Les bases cytogénétiques de l'introgression chez le Blé .. 301

R. ÉCOCHARD, J. HUET.— Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le Blé. Première Partie 25

M. GILLET. — Étude sur la technique d'utilisation du test « Fluorescence » de GENTNER chez les Ray-grass 357

C. GOUJON. — Recherches préliminaires à l'étude de la résistance du Blé tendre à l'Oïdium (*Erysiphe graminis* D. C.). Mise au point de la technique d'étude sur plantules en serre 375

J. HUET, R. ÉCOCHARD. — Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame : le Blé. Deuxième partie 61

J. HUGARD, R. SAUNIER.— Action de l'acide trichlorophénoxypropionique sur la précocité de maturité, l'intensité de coloration, la grosseur des pêches et la germination de leur semence 5

L. LEVADOUX. — L'amélioration de la Vigne dans les stations de l'I. N. R. A. 379

J. PAQUET. — Notation visuelle de l' « aspect d'échaudage » du grain de blé tendre à maturité 325

J. REBISCHUNG. — Le Catalogue des espèces fourragères après la parution du décret du 22 Janvier 1960 387

R. RÉMY. — Recherches physiologiques sur la maturation des graines d'arbres fruitiers à noyau 113

M. RIVES. — Bases génétiques de la sélection clonale chez la Vigne 337

Chronique des livres III, 397

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 12-1961.

Dépôt légal : 4e trimestre 1961 N° d'impression : 81